rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Untersuchungen über Längenwachstum und Geotropismus der Fruchtkörperstiele von Coprinus stiriacus

von

Dr. **Fritz Knoll** (Graz).

Aus dem botanischen Institute der k. k. Universität Graz.

(Mit 17 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 18. März 1909.)

Vorbemerkungen.

Aug. Pyram. Decandolle[1] hat im Jahre 1832 als der erste die Ansicht ausgesprochen, daß die langstieligen Hymenomycetenfruchtkörper durch die Schwerkraft veranlaßt werden, nach aufwärts zu wachsen. Im Jahre 1863 machte Hofmeister[2] die erste Angabe über den Geotropismus der Hymenophore. An dieser Stelle werden einige von Sachs angestellte Versuche mitgeteilt, durch welche das geotropische Abwärtswachsen der Hymenialpapillen von *Hydnum*, der Röhren von *Boletus* sowie der Lamellen von *Agaricus* festgestellt wird; ferner werden hier die an Lamellenversuchen bei *Amanita muscaria* gewonnenen Anschauungen über die Mechanik der geotropischen Krümmung der Pilzstrünke wiedergegeben. Die in verschiedenen Arbeiten des nun folgenden Zeitabschnittes zerstreuten Angaben[3] über den Geotropismus der Hymenomycetenfruchtkörper enthalten

---

[1] Pflanzenphysiologie (übersetzt von J. Röper), II. Band, p. 573 der Übersetzung.

[2] Über die durch die Schwerkraft bedingten Richtungen von Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1863, Bd. 3, p. 93.

[3] Weitere Literaturangaben siehe Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., II. Bd., p. 565.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

nichts, was über das bereits Angeführte hinausginge. In der neuesten Zeit studierte Buller[1] gelegentlich eines Massenauftretens von *Lentinus lepideus* die biologischen und physiologischen Eigentümlichkeiten der Fruchtkörper dieser Spezies, wobei er besonders in bezug auf die geotropische und heliotropische Reizbarkeit der Fruchtkörper in ihren verschiedenen Altersstufen Untersuchungen anstellte. Schließlich hat 1906 W. Magnus[2] einige Beobachtungen und Ansichten über den Geotropismus von *Agaricus campester* mitgeteilt.[3]

Wenn wir nun, gestützt auf die erwähnten Arbeiten, eine Zusammenfassung unserer bisherigen Kenntnisse über den Geotropismus der Hymenomycetenfruchtkörper versuchen, werden wir bald die Wahrnehmung machen, daß wir nur über die auffallendsten Erscheinungen einigermaßen unterrichtet sind, daß hingegen Untersuchungen über die feineren Einzelheiten der geotropischen Vorgänge vollständig fehlen.

Ich wurde seinerzeit durch Herrn Prof. Dr. G. Haberlandt auf diese Lücke in der Literatur aufmerksam gemacht; als sich nun an verschiedenen Stellen des botanischen Gartens zu Graz ohne mein Hinzutun nach kurzen Pausen immer wieder Fruchtkörper von *Coprinus stiriacus*[4] in großer Anzahl zeigten, erkannte ich nach einigen gut gelungenen Vorversuchen, daß die Fruchtkörper dieser Art ein für geotropische Untersuchungen besonders geeignetes Material darstellen. Ich untersuchte zunächst die noch unbekannten Erscheinungen des

---

[1] The Reactions of the Fruit-Bodies of Lentinus lepideus Fr. to External Stimuli. Annals of Botany, Vol. XIX (1905), pag. 427. (Referate darüber siehe Just's Jahresbericht über 1905, 30. Jhrg., III. Abt., p. 126 und Botan. Zeitung, 65. Jahrgang [1907], pag. 65 f.).

[2] Über die Formbildung der Hutpilze. Arch. für Biontologie, Bd. I, p. 105 f., Berlin 1906.

[3] Über den Geotropismus der übrigen Pilze liegen nur sehr wenige Untersuchungen vor. Unsere diesbezüglichen Kenntnisse bestehen meist in gelegentlich gemachten Beobachtungen über einige wenige Arten (besonders der Gattungen *Xylaria, Claviceps* n. a.), während *Mucor* und *Phycomyces* deshalb genauer studiert wurden, weil sie sich als ausgezeichnetes Material für physiologische Experimente bewährt hatten.

[4] Eine neue Art der Gattung; die Beschreibung erfolgte in der Aprilnummer 1909 der Österr. bot. Zeitschrift.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

normalen Längenwachstums, um, gestützt auf diese unerläßlichen Vorkenntnisse, die geotropischen Erscheinungen mit Erfolg studieren zu können. Für die Anregung zu diesen Untersuchungen, sowie für die vielseitige Förderung meiner Arbeit sei an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. G. Haberlandt der wärmste Dank ausgesprochen.

I. Das Längenwachstum der Fruchtkörperstiele.

1. Die Verteilung der Wachstumsintensitäten am Fruchtkörperstiele.

Bevor ich auf die Darlegung meiner Untersuchungen über das Längenwachstum eingehe, sei betont, daß es sich im Folgenden nicht etwa um eine Darstellung handelt, welche eine vollständige Anführung der das Längenwachstum betreffenden Tatsachen anstrebt; es sollen, dem Zwecke der vorliegenden Arbeit entsprechend, hauptsächlich jene Eigentümlichkeiten des Längenwachstums erörtert werden, welche für das Verständnis der an den *Coprinus*-Strünken zu beobachtenden geotropischen Wachstumsvorgänge unerläßlich sind.

Ich beginne mit der Darstellung der Wachstumsverteilung an dem Strunke eines im Stadium der Sporenreife befindlichen Fruchtkörpers. Zur Ermittlung der diesbezüglichen Tatsachen wurden die Stiele in der üblichen Weise mit Marken aus dick angeriebener Tusche versehen und die in einem bestimmten Zeitraum erfolgenden Zuwächse der einzelnen Querzonen mit dem Horizontalmikroskop (Reichert, Obj. 1 *a*, Mikrometerokular 2) bei aufrechter Stielstellung gemessen. Da hierbei bestimmte deutlich hervortretende Punkte der Tuschemarken als Ablesungspunkte bei der mikroskopischen Messung benützt werden müssen, konnte ich naturgemäß schon bei der ersten Messung nur annähernd gleiche Zahlen für die Größe der Markenintervalle erhalten; deshalb war es nötig, die bei der zweiten Messung (bei Benützung derselben Ablesungspunkte) erhaltenen absoluten Zuwächse in Prozenten der anfänglichen Zonenlänge auszudrücken. Zunächst ein Versuchsbeispiel.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Versuchsobjekt: Fruchtkörper im Stadium der Sporenaussaat, zirka 68 *mm* lang, Hut glockig, licht braungrau, mittlere Stieldicke 1 *mm*.

(NB. Die Zonen sind in der Reihenfolge Spitze—Stielbasis mit römischen Ziffern bezeichnet. Die Zehntel der Teilstriche sind schätzungsweise bestimmt worden.)

Zone	Gemessene Länge um		Zuwachs in 2 Stunden	
	$1^h\ 40^m$ Nm.	$3^h\ 40^m$ Nm.	absolut	relativ
	in Teilstrichen des Okularmikrometers (zu 0·046 *mm*)			Prozent
I	23·0	23·0	0·0	**0·0**
II	27·0	28·2	1·2	**4·4**
III	19·7	24·0	4·3	**21·8**
IV	23·0	28·5	5·5	**23·9**
V	23·2	28·7	5·5	**23·7**
VI	24·0	26·5	2·5	**10·4**
VII	20·7	22·0	1·3	**6·3**
VIII	22·3	22·5	0·2	**0·9**
IX	25·0	25·0	0·0	**0·0**
X	25·0	25·0	0·0	**0·0**
XI	20·2	20·2	0·0	**0·0**
XII	24·0	24·0	0·0	**0·0**
XIII	23·0	23·0	0·0	**0·0**
(XIV)	zirka 1190	zirka 1190	0·0	**0·0**

Aus der Tabelle geht zunächst hervor, daß das Längenwachstum auf das obere Stielende beschränkt ist. Die Tabelle zeigt zugleich, daß das Längenwachstum interkalar erfolgt und daß die Zone des stärksten Längenwachstums beiläufig in die Mitte der wachsenden Region zu liegen kommt. Die Länge der wachsenden Region beträgt in diesem Falle ein Siebentel der gesamten Stiellänge. Ich habe eine größere Anzahl solcher Messungsversuche ausgeführt und dabei gefunden, daß die Länge der Wachstumszone im Verhältnis zur Gesamtlänge des Stiels immer kürzer wird, je weiter die Fruchtkörperentwicklung fortschreitet. So betrug bei einem jüngeren Fruchtkörper (Hut lichtgelb, eiförmig, Stiellänge 18·5 *mm*) die Länge

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

der wachsenden Region zwei Drittel der Stiellänge, bei einem etwas älteren Fruchtkörper (Stadium vor der Sporenreife, Hut eiförmig, lichtgrau, Stiellänge 16 *mm*) die Hälfte der Stiellänge. Dabei konnte ich konstatieren, daß vom Stadium der Sporenaussaat an auch die absolute Länge der Wachstumszone abnimmt. Letzteres konnte ich an einem und demselben Exemplar schon nach einem Zeitraum von 5 Stunden durch mikroskopische Messungen an dem markierten Stiele mit Sicherheit nachweisen.

2. Das Längenwachstum der Hyphenelemente der Stielrinde.

Ich untersuchte zuerst einen ganz jungen, 1·5 *mm* langen Fruchtkörper, der schon von außen leicht Hut und Stiel unterscheiden ließ. Man sah diese beiden Hauptteile am Längsschnitt scharf getrennt und auch das Lamellengewebe bereits deutlich differenziert (Fig. 1). Der Schnitt durch den Strunk des jungen Fruchtkörpers zeigt auch in diesem Stadium schon eine Rindenpartie (*Rh* der Fig. 1) und eine Markpartie (*Mh* der Figur). Erstere besteht aus Hyphen, deren tonnenförmige Zellen im unteren Teile des Stiels etwa 0·03 *mm* lang und 0·015 *mm* dick sind. Der zentrale Teil des Fruchtkörperstiels wird von einer lockeren, längsverlaufenden Hyphenmasse (Markhyphen) erfüllt. Durch das Auseinanderweichen der Markhyphen entsteht später ein zentral gelegener Hohlraum, der am besten mit dem Namen »Markraum« bezeichnet wird.[1] Die einzelnen Zellen der Rindenhyphen stehen durch verhältnismäßig schmale Querwände miteinander in Verbindung; zahlreiche Intercellularen von oft bedeutender Größe scheiden die einzelnen Hyphenzüge der Länge nach

Fig. 1.
Längsschnitt durch einen jungen (1·5 *mm* langen) Fruchtkörper von *Coprinus stiriacus*.

[1] Brefeld, l. c., p. 41; Taf. IV, Fig. 42.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

voneinander. An den Zellen der basalen Strunkpartie (Fig. 2 *b*) bemerkt man keine Zellteilung, wohl aber in der apicalen. Hier sind die Zellen etwas schmäler und kürzer als in der Basalzone und weisen vielfach je eine dünne Teilungswand auf (Fig. 2 *a*). Man hat es hier mit der Meristemzone[1] des jungen Fruchtkörpers zu tun. Sie erstreckt sich auf die obere Stielhälfte und wird, wie das basale Rindenstück, von längsverlaufenden Intercellularen durchzogen. Alle Zellen der Rindenpartie des eben geschilderten Fruchtkörpers enthalten einen dicken Protoplasmakörper mit großen und kleinen Vacuolen. In den der

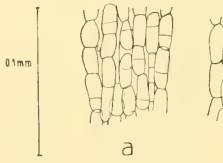

Fig. 2.

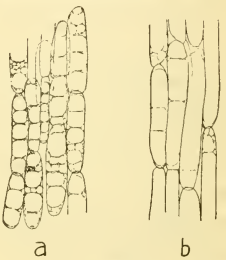

Fig. 3.

Beschaffenheit der Rindenhyphen verschieden alter Fruchtkörperstiele. *a* obere, *b* untere Stielpartie.

Fig. 2 zugrunde liegenden Schnitten wurde der plasmatische Inhalt der Zellen mit Eau de Javelle entfernt, um die dünnen Teilungswände mit Sicherheit nachweisen zu können; in dieser Figur wurde deshalb der Deutlichkeit wegen der lebende Inhalt nicht eingezeichnet. Es läßt sich nun an verschieden alten Fruchtkörpern zeigen, daß von dem zuerst untersuchten Alterstadium an keinerlei Zellteilungen mehr in der Rindenpartie des Stiels erfolgen und daß das ganze Längen- und Dickenwachstum nur durch fortschreitende Vergrößerung des Volumens der einzelnen Hyphenglieder erfolgt.

Das Wachstum der Hyphenelemente des Stiels soll noch an zwei Beispielen weiter verfolgt werden. Fig. 3 zeigt je einen

[1] Über die diesbezüglichen Verhältnisse bei *Coprinus stercorarius* siehe Brefeld, l. c., p. 40.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Schnitt aus der oberen und unteren Strunkpartie im lebenden Zustande. Diese Schnitte wurden einem jungen Fruchtkörper von 4 *mm* Gesamtlänge entnommen; der Hut war 1·3 *mm* breit, der Stiel zirka 1 *mm* dick. Während in Fig. 2 die Zellen der unteren und oberen Stielregion noch fast gleich lang waren, ist der Längenunterschied in diesem Falle schon viel bedeutender. Wie man sich an entsprechend behandelten Schnitten überzeugen kann, finden weder in der oberen noch in der unteren Region des Stiels Zellteilungen statt. Die Zellen der oberen Region enthalten einen dicken, vacuolenreichen Protoplasten (Fig. 3 *a*), während die Zellen der Basalregion (Fig. 3 *b*) im Verhältnis zu ersteren viel weniger Protoplasma aufweisen. Vergleicht man nun die Länge der Teilhälften in den Zellen der meristematischen Zone bei Fig. 2 *a* mit der Länge der Zellen aus der Zone des stärksten Wachstums bei Fig. 3 *a*, so findet man, daß die letzteren etwa im gleichen Verhältnis länger (nicht aber dicker!) geworden sind, wie die Gesamtlänge der beiden Fruchtkörperstadien. Es ist demnach hier jene Art des Längenwachstums vorhanden, bei welcher die Längenzunahme des betreffenden Organs durch bloße Streckung der Längswände ohne Einschaltung von Teilungswänden erfolgt. Schließlich untersuchte ich noch Fruchtkörper aus der Zeit der Sporenaussaat (in dem in Fig. 4 gezeichneten Falle 35 *mm* lang, Hutfarbe lichtgrau). Dabei fand ich, daß die Zellen des Stiels schon so lang geworden waren, daß bei der zur Anfertigung der Zeichnung benützten Vergrößerung (Reichert, Objektiv 9, Okular 2) keine Zelle mehr in ihrer ganzen Länge im mikroskopischen Gesichtsfeld verfolgt werden konnte. Die Länge der einzelnen Hyphenglieder kann über 2 *mm* betragen, was sich aus der zum Zustandekommen eines 35 *mm* langen Fruchtkörpers nötigen Streckung ohne weiteres ergibt.[1] Auch in diesem Altersstadium zeichnet sich die apicale Region des Fruchtkörperstiels durch einen größeren Plasmareichtum aus (Fig. 4 *a*), während man in den unteren Teilen des Stiels nur hie und da Vacuolenwände und nur selten einen deutlichen

[1] Vgl. De Bary, Morphologie und Biologie der Pilze, p. 58 unten und 59 oben.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

plasmatischen Wandbelag wahrnehmen kann (Fig. 4 *b*). Die bereits in den ersten Stadien der Fruchtkörperentwicklung vorhandenen Intercellularräume (Fig. 2) bleiben bei der fortdauernden Streckung der Rindenhyphen erhalten, wenngleich sie bei ausgewachsenen Strünken nicht immer gut sichtbar sind; da sich jedoch in den Intercellularräumen stets Krystalle von Kalkoxalat befinden, lassen sich die an Zwischenräume

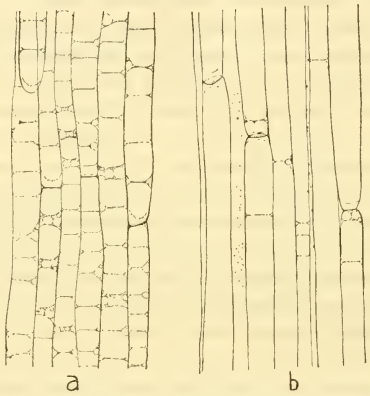

Fig. 4.
Beschaffenheit der Rindenhyphen verschieden alter Fruchtkörperstiele.
a obere, *b* untere Stielpartie.

grenzenden Wände oft leicht an ihrer von Krystallen herrührenden Punktierung (Fig. 4 *b*) erkennen.

3. Die Mechanik des Längenwachstums.

a) Die Turgorverhältnisse der wachsenden Region des Fruchtkörperstiels.

Da die Hyphenlängswände turgeszenter Fruchtkörperstiele außerordentlich stark elastisch gedehnt (gespannt) sind, mußte der Turgordruck in der Weise ermittelt werden, daß jene Konzentration einer Salpeterlösung ausfindig gemacht wurde, bei deren Anwendung sich eben eine Verkürzung der anfänglichen Länge des untersuchten Gewebestreifens bemerkbar macht.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Um die Größe des Turgordruckes nach obiger Methode zu ermitteln, stellte ich aus der mittleren Rindenpartie der Fruchtkörperstiele dünne Gewebelamellen her, schnitt sie an beiden Enden mit einem scharfen Skalpell quer ab und brachte sie auf einen großen Objektträger. Vor dem Auflegen des Deckglases wurden, um ein Quetschen der Gewebe zu verhindern, zu beiden Seiten des zu untersuchenden Stückes hinreichend dicke Papierstreifen als Zwischenlage angebracht. Nun wurde auf einer Seite des Deckglases eine KNO_3-Lösung von 0·5% Salzgehalt[1] mit einer dünnen Pipette zugesetzt, wobei diese Lösung immer mehrmals (auf der anderen Seite des Deckglases) mit Filterpapier abgesogen und durch frische von derselben Konzentration ersetzt wurde. Nach der Durchführung dieser Manipulation erfolgte die mikrometrische Messung (Reichert, Objektiv 1 *a* und Mikrometerokular 2; 1 *mm* = 22 Teilstriche). Nach dieser ersten Messung wurden auf dieselbe Weise immer stärker konzentrierte Salpeterlösungen angewendet, wobei die Lösungen den zu prüfenden Gewebestreifen immer mehrmals frisch zugesetzt wurden, bis keine fortschreitende Verkürzung der Gewebelamelle mehr zu beobachten war. Aus den zahlreichen, zur Bestimmung des Turgordruckes ausgeführten Versuchen seien im folgenden vier Beispiele wiedergegeben.

Versuchsmaterial: Innere Rindenhyphen der Stiele von Fruchtkörpern im Stadium kurz vor der Sporenaussaat oder am Beginn derselben.

1.		2.	
KNO_3-Lösung in Prozenten	Länge in Teilstrichen des Okularmikrometers	KNO_3-Lösung in Prozenten	Länge in Teilstrichen des Okularmikrometers
0·5	70	0·5	62·5
0·6	70	0·6	62·5
0·7	69·7	0·7	62
0·8	69		

[1] Es wurde durch Vorversuche ermittelt, daß in Lösungen von weniger als 0·5% Salzgehalt niemals eine Verkürzung der untersuchten Gewebestreifen eintrat; deshalb wurde bei allen Versuchen mit dieser Konzentration begonnen.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

3.		4.	
KNO_3-Lösung in Prozenten	Teilstriche	KNO_3-Lösung in Prozenten	Teilstriche
0·5	84	0·5	79
0·6	84	0·6	79
0·7	83	0·7	79
		0·8	78·7
		0·9	78

NB. Die Zehntelteilstriche wurden schätzungsweise bestimmt.

Für die von mir untersuchten Gewebestreifen ergab sich, entsprechend den KNO_3-Lösungen von 0·6 bis 0·8%, ein osmotischer Druck von 2·1 bis 2·8 Atmosphären.

Da bei den geschilderten Entspannungsversuchen das erste Zurückgehen der Zellwanddehnung nur sehr gering ist, ist es für die sichere Beobachtung desselben notwendig, die Enden der Streifen möglichst gerade und ohne Vorsprünge u. dgl. abzuschneiden und die Lamellen hinreichend dünn herzustellen; bei genauer Einhaltung aller Vorsichtsmaßregeln sind die Fehlerquellen der von mir angewendeten Methode nicht zahlreicher als bei der plasmolytischen Methode der Turgordruckbestimmung.

In biologischer Hinsicht reicht der oben angegebene, relativ geringe Turgordruck (infolge der außerordentlich großen Dehnbarkeit der Hyphenlängswände) und die in den Fruchtkörperstielen vorhandene Gewebespannung vollständig hin, um die für den Strunk erforderliche Säulen- und Biegungsfestigkeit, beziehungsweise Schwingungsfestigkeit[1] herzustellen.

Nachweisbare Turgorverschiedenheiten zwischen den einzelnen Gewebepartien der Stielrinde sind nicht vorhanden. Lamellen aus der äußeren und inneren Rindenpartie zeigten bei derselben Konzentration der Salpeterlösung das erste Zurückgehen der Zellwanddehnung, wie aus der später (p. 589) wiedergegebenen Tabelle ersichtlich ist. Dasselbe gilt auch für die

[1] Dieser bisher in der Botanik noch nicht gebrauchte Begriff ist in Föppl, Vorlesg. über techn. Mechanik, III (Festigkeitslehre), 3. Aufl., p. 61, erläutert.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

gleichgelagerten Hyphen der basalen und der apicalen Stielregion.

Da die Plasmolyse erst dann eintreten kann, wenn das Zurückgehen der elastischen Dehnung der Zellwand aufgehört hat, so wird das Abheben des Plasmaschlauches in jenen Zellen zuerst beginnen, wo — gleichen Turgordruck vorausgesetzt — die Dehnbarkeit der Zellmembran geringer ist. Vollkommen entsprechend den im nächsten Abschnitt erläuterten Elastizitätsverschiedenheiten der Stielhyphen ließen sich auch Unterschiede im Eintreten der Plasmolyse nachweisen. Bei den weniger dehnbaren, peripher gelagerten Rindenhyphen trat die Plasmolyse immer zuerst ein (bei einem Salzgehalt der Lösung von 1·6 bis 1·8%). Infolge der stärker dehnbaren Membranen dauert bei den inneren Rindenhyphen die Verkürzung der Zellen bei der osmotischen Entspannung viel länger an; dementsprechend trat auch das Abheben des Protoplasten von der Zellwand viel später ein als bei den peripher gelagerten Hyphen; bei einer Konzentration von zirka 2 bis 2·5% zeigte sich in den meisten Hyphen der inneren Rindenschicht der Beginn der Plasmolyse. Diese Erscheinungen konnte man an einem und demselben Längsschnitt beobachten, sofern er nur Hyphen der äußeren und inneren Stielrinde enthielt.

b) Dehnbarkeit und Festigkeit der Hyphenlängswände des Fruchtkörperstiels. Die Gewebespannung.

Die Längswände der Hyphen sind, wie erwähnt wurde, bei normaler Turgeszenz sehr stark gedehnt. Um die Größe dieser Dehnung zu ermitteln, genügen für gröbere Untersuchungen makroskopisch durchgeführte Messungen; für feinere Messungen muß jedoch das Mikroskop zu Hilfe genommen werden. Die den Fruchtkörpern entnommenen Gewebe werden rasch (in Wasser oder in einer KNO_3-Lösung von höchstens 0·5% Salzgehalt[1]) gemessen und hierauf die Plasmolysierung in einer Salpeterlösung von etwa 5% Salzgehalt durchgeführt und abermals eine genaue Messung vorgenommen. Ich

[1] Siehe Anmerkung auf p. 583.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

will die Länge des plasmolysierten Streifens mit l bezeichnen, die bei der osmotischen Entspannung eingetretene Verkürzung mit λ. Aus diesen beiden Größen ergibt sich dann die Dehnung[1] als $\varepsilon = \frac{\lambda}{l}$. Zunächst einige Messungsergebnisse.

Ich wählte unter einer Anzahl größerer Fruchtkörper ein Exemplar aus, dessen Stiel eine Länge von 50 *mm* besaß. Dieser Fruchtkörper war bereits ausgewachsen, die Sporen waren fast vollkommen verstreut und der Hut begann schon vom Rande her ein wenig zu schrumpfen. Der Stiel wurde mit einem scharfen Skalpell sorgfältig in fünf Teile von genau 10 *mm* Länge zerschnitten.[2] Hierauf wurden letztere so lange in einer zehnprozentigen Lösung von KNO_3 belassen, bis keine Verkürzung mehr eintrat. Die ursprünglich 10 *mm* langen Teilstücke bezeichne ich mit I bis V; dabei ist I das oberste, V das unterste. Nach der Plasmolysierung ergab die Messung:

I	II	III	IV	V
$l = 8$	$8^1/_2$	$8^2/_3$	$9^1/_4$	$9^2/_3$ *mm*
($\lambda = 2$	$1^1/_2$	$1^1/_3$	$^3/_4$	$^1/_3$ *mm*).

Die stärkste Verkürzung trat demnach bei I ein, die geringste bei V. Bei einem anderen (jüngeren) Fruchtkörperstiel — der Hut befand sich gerade im Stadium der besten Sporenaussaat — von nicht ganz 4 *cm* Länge wurden die beiden obersten, 10 *mm* langen Stücke (I, II) sowie das unmittelbar über der Basis gelegene, gleichlange Stück (III) bezüglich der bei der Plasmolyse eintretenden Verkürzung gemessen. I verkürzte sich um $2^1/_2$ *mm*, II um 2 *mm* und III um $^3/_4$ *mm*. Während sich in dem früher gebrachten Beispiel die oberste Stielregion um 20% der ursprünglichen Länge verkürzte ($\varepsilon = 25\%$), betrug die Verkürzung bei dem jüngeren Exemplar in derselben Region 25% ($\varepsilon = 33\%$). Bei noch jüngeren

[1] Vgl. darüber Bach, Elastizität und Festigkeit, 4. Aufl. (1902), p. 3.

[2] Ich habe das Zerschneiden dem Markieren der Stiele vorgezogen, da hierbei ein leichteres und gleichmäßigeres Eindringen der plasmolysierenden Lösung in die einzelnen Stielteile erfolgen kann.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Fruchtkörpern, deren Hüte lichtgelb und annähernd eiförmig sind, ist die Verkürzung noch stärker. So zeigte ein junger Fruchtkörperstiel von 12 *mm* Länge (Hut gelblichweiß, eiförmig) in der obersten 10 *mm* langen Stielpartie eine Verkürzung um 30% ($\varepsilon = 42\%$), ein anderer in der obersten, 5 *mm* langen Partie eine Verkürzung um 40% der ursprünglichen Länge ($\varepsilon = 66\%$). Ähnliche, aber geringere Unterschiede zwischen alten und jungen Exemplaren ergaben sich auch in der Verkürzung der unteren Stielpartien. Aus den hier angeführten Versuchen und einer größeren Anzahl gleichartiger Versuche mit ähnlichen Resultaten ergab sich also ein Unterschied bezüglich der elastischen Dehnung zwischen der unteren und der oberen Stielregion einerseits und zwischen alten und jungen Fruchtkörperstielen (in derselben Region) andrerseits. Die elastische Dehnung der Hyphenlängswände erreicht im oberen Teile des Fruchtkörperstiels das höchste Ausmaß und nimmt kontinuierlich gegen die Stielbasis zu ab. Je älter also das Hyphengewebe ist, je mehr es sich dem Zustande des Dauergewebes nähert, desto geringer ist die elastische Dehnung der Hyphenlängswände. Die am stärksten gedehnte Stielregion ist die Zone des stärksten Wachstums.

Da ich in den verschiedenen Teilen des Fruchtkörperstiels keine Verschiedenheiten hinsichtlich des in den Zellen vorhandenen osmotischen Druckes nachweisen konnte, so müssen bei gleicher Wandstärke die in der Längsrichtung des Stiels gefundenen Dehnungsverschiedenheiten mit der verschiedenen Dehnbarkeit der Zellwände in den einzelnen Querzonen in Zusammenhang gebracht werden.

Auch in radialer Richtung konnte ich an den Fruchtkörperstielen deutliche Unterschiede in der Turgordehnung der Hyphenlängswände feststellen. Der Nachweis dieser Unterschiede geschah auf folgende Weise: Mit einem scharfen Skalpell wurde durch einen die Markhöhle gerade tangierenden Längsschnitt vom Fruchtkörperstiel ein (im Querschnitt plankonvexes) Zylindersegment abgeschnitten. Dieses Segment wurde dann mit der ebenen (Längsschnitt-) Fläche auf eine

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Glasplatte gelegt und von ihm mit dem Skalpell durch zwei lange, gerade Schnitte die scharfen Längskanten abgetrennt. Das dadurch erhaltene Gewebestück besaß nun die Gestalt eines langen, im Querschnitt rechteckigen Stäbchens. Dieses Stäbchen wurde hierauf durch einen parallel zur ursprünglichen Längsschnittfläche geführten Schnitt in zwei möglichst gleichdicke Lamellen gespalten. Beide Lamellen wurden dann nebeneinander unter ein (entsprechend der Dicke der Schnitte) durch vier Wachsfüßchen oder durch Papierstreifen unterstütztes Deckglas gegeben; die Lösungen wurden auf einer Seite des Deckglases mit einer Pipette zugeführt und auf der gegenüberliegenden Seite (wie bei den Versuchen auf p. 583) wieder mittels Filterpapier abgesogen, wobei ein mehrmaliger Wechsel der unter dem Deckglas befindlichen Salpeterlösung vorgenommen wurde, um Ungleichheiten der Konzentration in der Nähe der Schnitte zu verhindern.

Aus der folgenden Tabelle geht zunächst hervor, daß die inneren und die äußeren Rindenhyphen der apicalen Zone keine Turgorverschiedenheiten aufweisen: Die Verkürzung begann bei derselben Konzentration der Salpeterlösung gleichzeitig an dem äußeren und an dem inneren Gewebestreifen des Versuchsexemplars. Nach dem ersten Zurückgehen der Dehnung wurde das Weiterschreiten der Verkürzung zur Kontrolle noch durch einige Konzentrationsgrade hindurch verfolgt und schließlich der Streifen in einer Lösung von 5% KNO_3-Gehalt vollständig entspannt. Der Unterschied in der Turgordehnung der inneren und äußeren Rindenhyphen der oberen Stielregion betrug in diesem Falle 3·5%. Doch erhielt ich bei anderen Versuchen dieser Art bezüglich der apicalen Region Unterschiede bis zu 9·6%. Diese Schwankungen in der Größe der von mir ermittelten Dehnungsdifferenz sind jedoch zum größten Teil auf die Ungenauigkeit der Versuchsmethode zurückzuführen. Für die Turgordehnung der Membranen der inneren Rindenhyphen sind die Resultate vollständig einwandfrei; hinsichtlich der äußeren Rindenhyphen dagegen ist die von mir gefundene Größe der Turgordehnung mehr oder weniger ungenau, je nachdem sich an den äußeren Rindenhyphen noch eine größere oder geringere Zahl von

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Stiel eines Fruchtkörpers im Stadium der Sporenaussaat. Apicale Stielregion.

	Länge des Gewebestreifens in KNO_3-Lösungen von verschiedenem Salzgehalt. (Dauer der Einwirkung der betreffenden Lösung: bis keine Verkürzung des Streifens mehr eintrat.) Angaben in Teilstrichen des Okularmikrometers (22 Teilstriche = 1 *mm*).							Turgordehnung der Hyphenlängswände
	0·5	0·6	0·7	0·8	0·9	1·0	5·0	
	Prozent KNO_3-Gehalt							
Äußere Rindenlamelle	**92·0**	92·0	**91·0**	90·0	89·0	88·5	79·8	**15·2** %
Innere Rindenlamelle	**95·0**	95·0	**94·5**	94·0	93·5	92·0	80·0	**18·7** %

inneren Rindenhyphen befand. Bei der osmotischen Entspannung des Streifens werden nämlich die Außenhyphen, wenn sie bereits vollständig turgorlos geworden sind, durch die sich stärker kontrahierenden, mit ihnen in festem Zusammenhang befindlichen inneren Hyphen der Stielrinde, bei der noch weiter fortdauernden Verkürzung der letzteren in der Längsrichtung zusammengepreßt. Deshalb muß das auf diese Weise erhaltene Ausmaß der Kontraktion für die peripheren Rindenhyphen mehr oder weniger zu groß ausfallen. Dieser Fehler der Methode läßt in manchen Fällen die Dehnungsunterschiede geringer erscheinen als sie tatsächlich sind. Es ergibt sich demnach aus meinen Versuchen mit Sicherheit, daß die inneren Stielhyphen der oberen Stielregion viel dehnbarere Längswände besitzen wie die äußeren Rindenhyphen. In der basalen Stielregion dagegen ließen sich solche Unterschiede in der Dehnbarkeit der Hyphenlängswände nicht nachweisen.

Es wäre von Interesse gewesen, für diese außerordentlich dehnbaren Membranen die Größe des Elastizitätskoeffizienten zu berechnen, doch gelang es mir trotz vielfacher Bemühungen nicht, einwandfreie Werte dafür zu erhalten. Die Hauptschwierigkeit liegt für diese Objekte in dem Umstande, daß für die Hyphenlängswände, wie mich eigens hierzu ausgeführte

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Versuche lehrten, das Hooke'sche Gesetz von der Proportionalität zwischen Dehnung und dehnender Kraft nur in höchst beschränktem Ausmaße Gültigkeit besitzt. Auch die Frage, ob beim fortschreitenden Längenwachstum der Hyphen ein immerwährendes Überschreiten der Elastizitätsgrenze der Längswände stattfindet oder nicht, mußte unentschieden bleiben. Es konnte nur soviel nachgewiesen werden, daß in jedem Falle die Längswände der turgeszenten Hyphen durch den osmotischen Druck stark gedehnt (gespannt) sind und daß bei Aufhebung der Turgeszenz in allen Fällen eine mehr oder weniger starke Verkürzung der betreffenden Gewebe zu bemerken ist.

Schließlich sei noch erwähnt, daß die Längswände vollkommen turgeszenter Rindenhyphen infolge des in den Zellen vorhandenen osmotischen Druckes so sehr gespannt sind, daß bereits eine relativ geringe Vergrößerung des longitudinalen Zuges ein Zerreißen der Wände herbeiführt. Daraus ergibt sich die auffallende Sprödigkeit gut turgeszenter Fruchtkörperstiele. Es genügt oft eine ganz geringe Biegung, um sofort ein Abbrechen des Stiels zu verursachen. Am natürlichen Standorte erreichen die Fruchtkörperstiele jedoch selten den in den Gewächshäusern zu beobachtenden Grad von Sprödigkeit, besonders nicht an solchen Substraten (Baumstämmen etc.), welche dem Winde ausgesetzt sind. Welk gewordene Fruchtkörperstiele lassen sich dagegen oft ganz bedeutend dehnen, ohne daß ein Zerreißen eintritt.

Die Gewebespannung.

Entsprechend den soeben geschilderten Elastizitätsverhältnissen zeigen die unverletzten Strünke von *Coprinus stiriacus* in ihren verschiedenen Hyphenpartien sowohl in longitudinaler als auch in tangentialer Richtung bedeutende Unterschiede im Spannungszustand der Gewebe. Man braucht nur die obere Hälfte eines Fruchtkörperstiels durch zwei gekreuzte Längsschnitte zu spalten, um zu bemerken, daß die vier Spaltstücke sofort mehr oder weniger stark bogig auseinanderweichen. Es befindet sich also an einem unverletzten Fruchtkörper die äußere Hyphenpartie des Stiels im Zustande der (longitudinalen) Zugspannung, die innere im Zustande der

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Druckspannung. Legt man die einzelnen Spaltstücke getrennt in Wasser von 0° C., so verstärkt sich diese Krümmung.[1] Bei der Plasmolysierung strecken sich diese Stielstücke entweder gerade oder es tritt an denselben eine Krümmung nach der der ursprünglichen entgegengesetzten Seite, d. i. nach innen, ein.

c) Die Beeinflussung des Längenwachstums der einzelnen Rindenhyphen und des gesamten Fruchtkörperstiels durch longitudinalen Zug und Druck.

α) Einfluß der Gewebespannung auf das Längenwachstum der einzelnen Hyphenpartien der Stielrinde. Lamellenversuche.

Aus der im vorigen Abschnitte nachgewiesenen Gewebespannung ergibt sich die Möglichkeit, daß die äußeren Hyphen des Stiels, welche sich dauernd im Zustande der Zugspannung befinden, zu ihrem normalen Längenwachstum dieses auf sie von seiten der inneren Stielhyphen ausgeübten longitudinalen Zuges bedürfen. Da die Gewebe des Fruchtkörperstiels sehr gut mechanische Verletzungen aushalten, wenn nur der dadurch bedingte Wasserverlust wieder dauernd ersetzt wird, unternahm ich den Versuch, einzelne Partien des Fruchtkörperstiels unabhängig von den übrigen, also unbeeinflußt durch die Gewebespannung, ihr Längenwachstum ausführen zu lassen.

Von einem 25 *mm* langen, noch auf dem Substrat befindlichen Fruchtkörper wurde der Hut (licht ockerfarbig) sorgfältig entfernt. Von dem 2 *mm* dicken Stiele wurde hierauf durch einen parallel zur Stielachse geführten Schnitt eine dünne Lamelle bis knapp über die Stielbasis vom Strunke abgetrennt (Fig 5 *a*). Sie spreizte infolge der Gewebespannung in ihrem oberen Teile bogig vom Fruchtkörperstiele weg. Nun wurde der Spalt zwischen beiden Stücken mit Wasser gut benetzt und um die Basis des Fruchtkörperstiels ein Bausch nasser Watte gelegt, worauf das Ganze mit einer innen mit nassem Filterpapier bekleideten Glasglocke zugedeckt und der Stiel in verti-

[1] Bei Anwendung von Wasser, dessen Temperatur der mittleren Zimmertemperatur entspricht, erfolgt infolge des weitergehenden Längenwachstums eine fortgesetzte Einrollung der Spaltstücke.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

kaler Stellung sich selbst überlassen wurde. Nach 11 Stunden zeigte der Fruchtkörperstiel eine Länge von 37 *mm*, die abgetrennte Lamelle eine Länge von 32 *mm*. Es ist also auch die schmale Lamelle in die Länge gewachsen, aber, da sie von der inneren Stielpartie isoliert war, nur wenig.[1] Ich habe mehrere Versuche in dieser Weise angestellt und stets das gleiche Resultat erhalten. Man könnte nun sagen, daß zwischen der äußeren und inneren Stielpartie möglicherweise eine radiäre Reizleitung

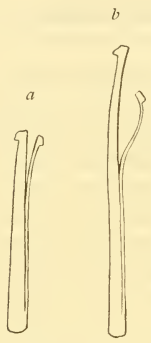

Fig. 5.

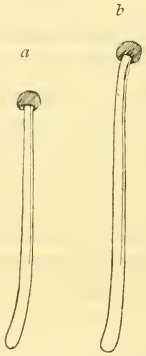

Fig. 6.

Lamellenversuche an aufrecht wachsenden Fruchtkörperstielen.

vorhanden sei, bei deren Unterbrechung die Außenpartie keinen »Wachstumsimpuls« bekäme und daß deshalb das Längenwachstum der abgetrennten Lamelle nicht in der normalen Weise vor sich gehen könne. Um diesen Einwand zu entkräftigen, machte ich folgendes Experiment: Es wurden, wie früher, bei mehreren Fruchtkörperstielen dünne Lamellen in der angegebenen Weise abgetrennt; nachdem die Schnittflächen mit Wasser benetzt worden waren, drückte ich jedesmal die abstehende Gewebe-

[1] Die Einwärtskrümmung der abgetrennten Lamelle, welche in der Figur sichtbar ist, ist eine geotropische Krümmung (Fig. 5 *b*).

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

lamelle an den Fruchtkörperstiel leicht an, trocknete die Stielspitze (Hutspitze) mit Filterpapier ab und setzte mit Hilfe eines heißen Metallspatels einen Tropfen leicht schmelzbaren Wachses (Gläserkitt von Grübler in Leipzig) derart auf das Stielende auf, daß er beim Erstarren eine beide Stielteile fest umschließende Kappe bildete (Fig. 6 *a* und *b*, das Wachs ist schraffiert dargestellt). Ich konnte stets beobachten, daß bei dieser Art der Versuchsanstellung[1] beide Stücke gleichmäßig in die Länge wuchsen. Wenn man nun nach zirka 10 Stunden die Wachskappe samt dem obersten Stielteile abschneidet, zeigen sich zwischen den beiden Stielhälften nur jene ganz geringen Längenunterschiede (unter 0·5 *mm*), welche der normalen Gewebespannung zwischen der inneren und äußeren Hyphenpartie entsprechen. Das abgelöste Stielstück wuchs also gerade so schnell in die Länge, wie der übrige Teil des Fruchtkörperstiels. Wäre die abgetrennte Lamelle im Längenwachstum zurückgeblieben, hätte sie entweder reißen oder den Fruchtkörperstiel zu einer Krümmung nach der angeschnittenen Seite veranlassen müssen, aber der Fruchtkörperstiel blieb bei gut gelungenen Experimenten gerade und ein Reißen der Lamelle habe ich bei richtig durchgeführten Versuchen auch niemals beobachtet.[2] Ferner bemerkt man, daß sofort nach dem Abschneiden der Wachskappe die beiden Teilstücke in normaler Weise (wie in Figur 5 *a*) auseinanderspreizen. Verwachsungen zwischen gegenüberliegenden Gewebeteilen traten nicht ein. Ich habe auch einige Versuche in der Art durchgeführt, daß ich zwischen die dickere und die

[1] Bei diesem sowie bei jedem anderen Lamellenversuch ist für hinreichende Wasserzufuhr zu den wachsenden Geweben und für eine genügend feuchte Luft (Glasglocke, nasses Filterpapier) zu sorgen.

[2] Für das gute Gelingen dieser Versuche sind zwei Bedingungen zu erfüllen: Erstens soll die abgetrennte Lamelle vom übrigen Teile des Stiels mehr abgespalten als abgeschnitten werden, damit die hierbei nicht zu vermeidende Verletzung von Hyphen auf das Minimum eingeschränkt wird. Zweitens müssen die bei der Lamellierung entstandenen Trennungsflächen gut feuchtgehalten werden, was am leichtesten durch aufgelegte nasse Watteflocken geschieht. Ferner ist eine genaue Kontrolle der Versuchsexemplare innerhalb der Versuchszeit nötig, um Wachstumsstörungen rechtzeitig als solche erkennen zu können.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

dünnere Stielhälfte eine vollständig trennende Lamelle aus dünnem, aber festem Papier einlegte; das Ergebnis blieb dasselbe. Schließlich habe ich auch die vollständige Abtrennung der Lamellen vorgenommen und die beiden so erhaltenen Hälften des Strunkes oben mit Wachs, unten mit Gips wieder mechanisch vereinigt; das Wachstum erfolgte wie am unverletzten Fruchtkörperstiel. Aus diesen Versuchen folgt mit Sicherheit, daß die äußeren Hyphen des Fruchtkörperstiels durch den auf sie von seiten der inneren Hyphenpartie ausgeübten longitudinalen Zug im Längenwachstum bedeutend gefördert werden. Obwohl die äußeren Hyphen auch aktiv in die Länge wachsen, erfolgt doch ihr Wachstum am unverletzten Fruchtkörperstiel größtenteils passiv.

Daß eine Verminderung des longitudinalen Zuges, beziehungsweise ein in der Längsrichtung des Fruchtkörperstiels wirkender Druck das Längenwachstum hemmen muß, liegt in der Natur der Sache. Doch habe ich der Vollständigkeit wegen auch in dieser Hinsicht eine Reihe von Versuchen ausgeführt, indem ich an ganzen und an gespaltenen Strünken durch Anbringung eines Widerstandes (hervorgerufen durch dünne Streifen von Gläserkitt, welche ich mit einem erwärmten Metalldraht auf verschiedenen Seiten des Stiels aufgetragen habe) die Wachstumsschnelligkeit bestimmter Flanken herabsetzte. Diese Versuche wurden zum größten Teil auf dem Klinostaten durchgeführt. Die nach dieser Methode erhaltenen Versuchsergebnisse erklären sich in der Weise, daß durch einen in longitudinaler Richtung wirksamen Druck (Widerstand) zunächst die periphere Partie der Stielhyphen und damit auch die innere Rindenpartie in ihrem Längenwachstum derart beeinflußt wird, daß eine Verzögerung des Längenwachstums eintritt.

Das Gegenstück zu den eben erwähnten Versuchen bildet das folgende Experiment. Ich habe Stiele von Fruchtkörpern, welche sich noch nicht im Stadium der Sporenaussaat befanden, bis knapp über der Basis in zwei möglichst gleiche Längshälften gespalten und die Stielbasis sodann mit Gläserkitt auf eine am Klinostaten angebrachte, in vertikaler Ebene

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

rotierende Glasscheibe festgeklebt. Zur Wasserversorgung der Versuchsobjekte wurde um die Stielbasen nasse Watte angebracht. Rings um die Spitze der einen Stielhälfte wurde nun so lange gerade schmelzendes Harz (verharzter venetianischer Terpentin von möglichst niederem Schmelzpunkt) aufgetragen, bis es eine das Stielende gut umschließende Kappe bildete. An der Spitze dieser Kappe wurde dann mit demselben Harze ein schmaler, dünner Kautschukstreifen von zirka 6 *cm* Länge befestigt, welchen ich um ein Drittel seiner Länge dehnte (spannte) und mit seinem noch freien Ende auf der Glastafel festklebte. Dabei sah ich stets darauf, daß die Richtung des gespannten Kautschukstreifens mit der Stielachse zusammenfiel. Die andere Stielhälfte blieb ungespannt, um als Vergleichsobjekt zu dienen. Obwohl die Zugwirkung der von mir verwendeten, sehr dehnbaren Kautschukstreifen nur schwach war, konnte ich trotzdem eine wenn auch nur geringe Wachstumsbeschleunigung an der künstlich gespannten Stielhälfte konstatieren. So erhielt ich in einem Falle schon nach 4 Stunden bezüglich der beiden Stielhälften eine Wachstumsdifferenz von 1 *mm*. Diese Versuche haben aber den Nachteil, daß die Harzkappe sich sehr leicht vom Stielstücke ablöst; man muß deshalb darauf sehen, daß stets noch ein vorspringendes Stück der Kuppe des Hutes bei der Wegnahme des letzteren übrig gelassen wird, welches dann ein Abgleiten der Kappe verhindert. Die aus Gläserkitt hergestellten Kappen haben sich noch weniger bewährt und auch durch Verwendung von Gips bin ich bei den halbierten Fruchtkörperstielen nicht zu besseren Kappen gelangt. Da ich aber trotzdem in einigen Fällen deutlich positive Versuchsergebnisse bekam, so kann ich aus diesen Versuchen folgern, daß ein in longitudinaler Richtung auf den Fruchtkörperstiel ausgeübter Zug das Längenwachstum desselben beschleunigt. Man wird annehmen müssen, daß zunächst das Längenwachstum der peripheren Stielhyphen zunimmt und daß damit auch für die inneren Rindenhyphen die Möglichkeit für eine Wachstumsbeschleunigung gegeben ist.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Aus dem bis jetzt Gesagten ist nun auch der Rückschluß gestattet, daß die inneren Rindenhyphen beim normalen Längenwachstum des Fruchtkörperstiels von den peripheren Rindenhyphen auf mechanische Weise derart beeinflußt werden, daß sie nicht so rasch in die Länge wachsen können, als sie es sonst vermöge ihrer Wachstumsfähigkeit imstande wären.

Der folgende Versuch bildet eigentlich nur eine andere Form des zuletzt geschilderten Experimentes. Da er aber in dieser Form einen bekannten Versuch repräsentiert, der schon oft mit den Organen höherer Pflanzen ausgeführt worden ist, soll er hier in einem eigenen Abschnitt dargelegt werden.

β) Versuch, durch longitudinalen Zug das gesamte Längenwachstum eines unverletzten Fruchtkörperstiels zu beschleunigen.

Für den nun zu schildernden Versuch müssen die Versuchsobjekte besonders sorgfältig ausgewählt werden. Um sichere Resultate zu erhalten, müssen sich die Fruchtkörperstiele bereits in jenem Entwicklungsstadium befinden, in welchem eine kontinuierliche Abnahme des Längenwachstums erfolgt, also im Stadium kurz vor der Sporenaussaat; ferner sind möglichst kräftige Exemplare mit vollkommen geraden Stielen auszuwählen. Ein solcher Fruchtkörper wird mit seinem unteren Ende bis auf etwa ein Drittel der Stiellänge in ein kleines, mit Wasser gefülltes Glasröhrchen gesteckt; durch leichtes Einfügen von nasser Watte wird der Stiel in der Röhre parallel zu deren Längsachse orientiert und dann mit frisch angerührtem Gipsbrei die Mündung des Röhrchens rings um den Fruchtkörperstiel geschlossen. Es empfiehlt sich, in den Gipsbrei einige Watteflocken einzudrücken und dann denselben auch nach außen über den Rand des Röhrchens übergreifen zu lassen. Nun stellt man den Fruchtkörperstiel möglichst vertikal auf und gibt auf die Kuppe des Hutes einen größeren Tropfen flüssig gemachten Gläserkittes. Kurz vor dem Erstarren des Kittes wird in denselben eine aus einer hinreichend starken Glaskapillare angefertigte Glasöse mit einem als Zeiger dienenden Ende eingefügt. In der Öse wird ein Seidenfaden

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

befestigt, der über eine Rolle läuft und am anderen Ende mit einer Schlinge versehen ist. Das Glasröhrchen wird in entsprechender Weise unbeweglich montiert, wobei der Fruchtkörperstiel vollkommen vertikal zu stehen kommen muß. Um die Transpiration des Versuchsobjektes zu verringern und dabei möglichst auf derselben Höhe zu erhalten, wird um den freien Teil des Fruchtkörpers ein Rohr aus Filterpapier gegeben, das in der Höhe des Zeigers mit zwei gegenüberliegenden, hinreichend großen Fensterausschnitten versehen wird. Aus daneben aufgestellten kleinen Gläsern wird durch Filterpapierstreifen beständig die verdunstete Wassermenge dem Filterpapierrohr langsam wieder zugeführt. Nachdem sich der Fruchtkörper »beruhigt« hat, mißt man von Stunde zu Stunde mit dem Horizontalmikroskop an dem durch das Fenster der Filterpapierröhre sichtbaren Zeiger die Längenzuwächse des Fruchtkörperstiels. Nach 4 Stunden wird in die freie Schlinge des Seidenfadens eine mit einem Drahthaken versehene Papierdüte eingehängt, welche so lange mit Taragranaten beschickt wird, bis man im Horizontalmikroskop eben eine durch das Gewicht der Düte bewirkte (beim Aufheben der Düte sofort wieder zurückgehende) Stielverlängerung nachweisen kann. Diese Versuche sind sehr schwer ohne Zwischenfälle zu Ende zu führen, da die im Zustand vollkommener Turgeszenz überaus spröden Fruchtkörperstiele bei der Belastung der Düte sofort abspringen, wenn der Stiel im unteren freien Teile auch nur wenig gebogen ist oder schräg steht; auch ist es bei den vielen, mit dem Fruchtkörper vorzunehmenden Manipulationen leicht möglich, den Fruchtkörper sonst zu beschädigen. Ein weiterer Übelstand liegt darin, daß viele Fruchtkörper, wenn sie mehrere Stunden hindurch zum Versuch aufmontiert sind, sich zu einem weiteren mehrstündigen Beobachten nicht mehr eignen, da Wachstumsstörungen eintreten. Das Ergebnis des am besten gelungenen Experimentes dieser Art ist in der folgenden Tabelle wiedergegeben.

Die Angaben über die Längenzuwächse in der Zeit von $11^h 45^m$ bis $2^h 45^m$ zeigen, daß das Längenwachstum des Fruchtkörpers im kontinuierlichen Abnehmen begriffen ist. Dies ist bei allen Fruchtkörpern im Stadium kurz vor der Sporenaussaat

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Versuchsobjekt: Jüngerer Fruchtkörper vor der Sporenaussaat, Hut beim Beginn des Versuches lichtgrau.

Längenzuwächse des Fruchtkörperstiels in der Zeit	betragen in Teilstrichen des Okularmikrometers	Anmerkung
von $11^h\,45^m$ bis $12^h\,45^m$ Nm.	5·2	Normales Längenwachstum des Fruchtkörperstiels.
» $12^h\,45^m$ » $1^h\,45^m$ »	4·8	
» $1^h\,45^m$ » $2^h\,45^m$ »	3·5	
		Durch die um $2^h\,45^m$ erfolgte Belastung der Düte mit $6·5\,g$ verlängerte sich der Stiel (durch elastische Dehnung) sofort um 0·5 Teilstriche. Beim Aufheben der Düte verkürzte sich der Fruchtkörperstiel wieder um dasselbe Maß.
von $2^h\,45^m$ bis $3^h\,45^m$ Nm.	6·0	Gesteigertes Längenwachstum unter dem Einflusse des longitudinalen Zuges von $6·5\,g$.
» $3^h\,45^m$ » $4^h\,45^m$ »	5·2	
» $4^h\,45^m$ » $5^h\,45^m$ »	4·8	
» $5^h\,45^m$ » $6^h\,45^m$ »	4·5	
» $6^h\,45^m$ » $7^h\,45^m$ »	4·0	

Benützte Vergrößerung: Reichert, Mikrometerokular 2, Objektiv 1*a* nach Wegnahme der Frontlinse. Die Zehntel der Teilstriche wurden schätzungsweise bestimmt.

der Fall und dauert bis zum Absterben des Fruchtkörpers fort.[1] Durch die Einwirkung des longitudinalen Zuges wurde das Längenwachstum des Fruchtkörperstiels sofort fast auf das Doppelte gesteigert, worauf in den folgenden Stunden wieder, wie früher, ein allmähliches Abnehmen der stündlichen Zuwächse zu bemerken ist. Um $7^h\,45^m$ abends waren trotz dieser kontinuierlichen Abnahme die Zuwächse noch immer größer als um $2^h\,45^m$ Nm. Eine transi-

[1] Absteigender Ast der »großen Periode« des Längenwachstums (im Sinne Sachs').

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

torische Wachstumshemmung, entsprechend den Ergebnissen der von Hegler[1] mit Phanerogamen ausgeführten Versuche, trat hier nicht ein.

γ) Über das künstliche Hervorrufen abnormer Stielkrümmungen durch mechanische Überwindung des Autotropismus. Die Fixierung dieser Krümmungsformen durch das Wachstum.

Läßt man Fruchtkörper von *Coprinus stiriacus*, welche für die Lichtrichtung nicht mehr empfindlich sind, auf dem Klinostaten sich weiter entwickeln, so wächst der Stiel in der zuletzt angenommenen Richtung geradlinig weiter. Die Fruchtkörperstiele besitzen demnach einen wohlausgeprägten Autotropismus. Ich klebte nun einige Fruchtkörper am unteren Stielende und an einer Hutseite mit flüssig gemachtem Gläserkitt auf eine Glasscheibe, befestigte noch nasse Watte über den Stielbasen und ließ das Ganze auf dem Klinostaten rotieren. Nach einem halben Tage zeigten bereits die Fruchtkörperstiele in ihrer oberen Region Auskrümmungen nach der Seite, welche nach dem Ablösen der Fruchtkörper von der Glasplatte ihre Form nicht veränderten. Daraus ergibt sich, daß alle durch äußeren Zwang hervorgerufenen Krümmungen der Fruchtkörperstiele sogleich durch das Wachstum fixiert werden. Ich bewirkte das Zustandekommen von abnormen Krümmungen auch am natürlichen Standort. Auf einer Wiesenfläche des botanischen Gartens zeigten sich nach einigen Regentagen eine Menge junger *Coprinus*-Fruchtkörper. Die Hüte waren alle noch eiförmig und von lichter Farbe. Ich wählte am Vormittag einige Gruppen zu meinen Versuchen aus und schlug nach dem Verkürzen des ringsum wachsenden Rasens um jede dieser Fruchtkörpergruppen einige Holzpflöckchen so weit in den Erdboden ein, daß eine auf diese Pflöckchen gelegte Glasscheibe die Hutspitzen gerade noch nicht berührte. Am nächsten Tage waren die Hüte fest an die Glasplatte angepreßt, bereits aufgespannt und die Sporenaussaat in vollstem Gange; die Stiele hatten sämtlich eine durch das Wachstum

[1] Hegler, Über den Einfluß des mechanischen Zuges auf das Wachstum der Pflanze. Cohn's Beitr., VI/2, p. 383 ff.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

fixierte S-förmige Gestalt angenommen und die Achsen der Hüte standen schräg. Diese Krümmungen sind jedoch unter der Mitwirkung des Geotropismus ausgeführt worden, der bestrebt war, die schräg gestellten Hüte immer wieder in die Vertikalstellung zu bringen, wenn sie durch das seitliche Ausbiegen der Stiele aus der für die Sporenaussaat erforderlichen Lage gebracht worden waren. In Fig. 7 ist eine Gruppe solcher Fruchtkörper nach Beendigung des Versuches abgebildet.

Fig. 7.
Durch äußeren mechanischen Einfluß hervorgerufene Krümmungen der Fruchtkörperstiele. Natürliche Größe.

Es wurde schon früher festgestellt, daß die in einzelnen Hyphenpartien hervorgerufenen Veränderungen der normalen longitudinalen Zug- und Druckspannungen modifizierend auf das Längenwachstum der betreffenden Hyphen einwirken. Wird, wie es bei den zuletzt geschilderten Versuchen der Fall ist, ein Fruchtkörperstiel leicht gebogen, so entsteht an der Konvexseite eine Zugspannung, an der Konkavseite eine Druckspannung in longitudinaler Richtung. Die Folge davon ist dann eine Wachstumsbeschleunigung auf der Konvexseite, eine Verzögerung des Längenwachstums auf der Konkavseite und damit eine Fixierung der physikalischen Krümmungsform durch das Wachstum.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

II. Der Geotropismus der Fruchtkörperstiele.

Solange die Fruchtkörper von *Coprinus stiriacus* sich noch im Stadium der basalen Stielstreckung befinden, folgen die Stiele in ihrem Längenwachstum der Richtung des günstigsten Lichteinfalles. Auf diese Weise werden die jungen Fruchtkörper aus den Spalten des Substrates »hervorgelockt« und in eine

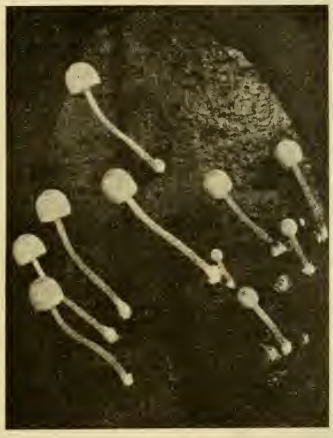

Fig. 8.
Heliotropismus und beginnender Geotropismus junger Fruchtkörper. Natürliche Größe.

für die spätere Wachstumsentfaltung günstige Stellung gebracht. Wenn das Licht von einer Seite gleichmäßig auf eine Kolonie junger Fruchtkörper einfällt, so wachsen sie anfangs naturgemäß mehr oder weniger parallel zur Lichtrichtung, wie dies aus der Fig. 8 ersichtlich ist. Besonders schön zeigen dieses Verhalten die drei ganz rechts auf dem abgebildeten Borkenstück befindlichen jungen Fruchtkörper. Die etwas älteren Fruchtkörper, welche auf der linken Seite dieses Borkenstückes entspringen, zeigen den Beginn der geotropischen Krümmung: es ist bereits eine schwache Aufwärts-

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

krümmung zu bemerken. Im Stadium der Sporenreife sind dann alle Stiele in ihrem oberen Teile vollkommen aufgerichtet und damit ist in jedem einzelnen Falle die Hutmündung in die für die erfolgreiche Sporenaussaat nötige Horizontallage gebracht worden (Fig. 9).

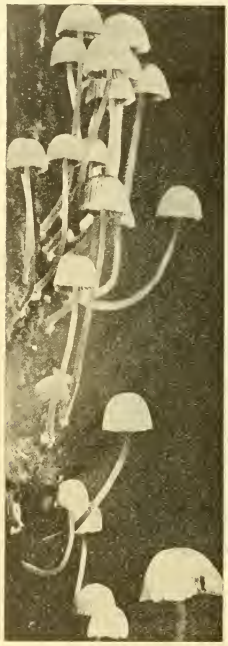

Fig. 9.

Ausgewachsene Fruchtkörper an vertikalem Substrat (Borke). Natürliche Größe.

1. Ort der Perzeption und Reaktion.

Wenn auch, wie bekannt, die Hymeniallamellen positiv geotropisch sind, so ist doch die möglichst genaue Horizontalstellung der Hutmündung ein für die erfolgreiche Verbreitung der Sporen unbedingt nötiges Erfordernis; denn nur dann können die Sporen ungehindert aus dem Hute herausfallen und von Luftströmungen erfaßt und fortgetragen werden.[1] So habe ich denn im Verlauf meiner Untersuchungen eine sehr große Anzahl von Fruchtkörpern des *Coprinus stiriacus* im Stadium der Sporenaussaat beobachtet und bei ungestörtem Wachstum derselben stets die Hutmündung genau horizontal gestellt gefunden.

Diese präzise Einstellung des Hutes wird durch ein entsprechendes Längenwachstum des Fruchtkörperstiels besorgt, das durch den Einfluß der Schwerkraft ausgelöst wird. Da es sich

[1] Über die Mechanik der Sporenverbreitung siehe Falk, Die Sporenverbreitung bei den Basidiomyceten und der biologische Wert der Basidie (Cohn's Beitr., IX, 1. Heft, 1904).

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

um eine zweckmäßige Einstellung des Hutes handelt, könnte man auf den Gedanken kommen, daß die Perzeption der Schwerkraftrichtung im Hute erfolgt, von wo sich dann der Erregungszustand bis zur Krümmungsregion fortpflanzen müßte, um dort die geotropische Wachstumsbewegung auszulösen. Um diesen Gedanken auf seine Gültigkeit zu prüfen, nahm ich vorsichtig die seitlichen Hutpartien von kräftig gewachsenen älteren Fruchtkörpern weg und schnitt mit dem Rasiermesser überall das noch übrig gebliebene Stück des Hutes (die Kuppe, Discus) sorgfältig ab, worauf ich die Strünke, am basalen Ende entsprechend befestigt, horizontal auf feuchten Sand legte und zur Vermeidung allzu großer Transpiration mit einer Glasglocke bedeckte. Ich fand, daß sich bei allen hinreichend alten Exemplaren der Stiel in seinem oberen Teile auch ohne den Hut vollkommen in die Vertikalstellung aufbiegt; die Zeit, welche zur vollständigen Aufrichtung erforderlich war, schien nicht wesentlich verschieden von der zu sein, welche die mit Hüten versehenen Kontrollexemplare hierzu brauchten. Für die geotropische Aufkrümmung des Stiels kommt also der Hut nicht in Betracht; die Perzeption der Schwerkraft muß demnach im Stiele selbst vor sich gehen. Es bleibt nun zu ergründen, in welcher Region des Stiels die Perzeption des Schwerkraftreizes erfolgt. Um dies zu entscheiden, braucht man nur eine größere Gruppe ausgewachsener Fruchtkörper zu betrachten, welche aus einem vertikalen Substrat hervorbrechen (vgl. hierzu Fig. 9, p. 602). Man wird dabei bemerken, daß die unteren Teile der Fruchtkörperstiele in verschiedenen Neigungslagen vom Substrat abstehen, was als eine Folge der heliotropischen Reizbarkeit der jungen Fruchtkörper anzusehen ist; es stehen demnach die unteren Stielpartien in allen möglichen Neigungswinkeln zur Richtung der Schwerkraft; ohne Rücksicht auf die Orientierung der ausgewachsenen Stielregionen stehen dagegen alle oberen Stielpartien vollkommen vertikal. Aus diesem Grunde ist es ausgeschlossen, daß die Perzeption der Schwerkraftrichtung im ausgewachsenen Teil des Strunkes vor sich geht. Es ist damit festgestellt, daß die Perzeption der Schwerkraftrichtung an die wachsende Region des Fruchtkörper-

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

stiels gebunden ist. Dabei ist zu untersuchen, ob die wachsende Region in ihrer ganzen Länge die Schwerkraftrichtung perzipiert oder ob die geotropische Reizbarkeit auf eine bestimmte Partie der Wachstumszone beschränkt ist. Zur Entscheidung dieser Frage schneidet man einige Fruchtkörperstiele gerade dort entzwei, wo sich die Zone stärksten Wachstums befindet. Dann legt man die dadurch erhaltenen Teilstücke horizontal auf feuchten Sand. Nach Beendigung der geotropischen Reaktion sieht man, daß sowohl die unteren Strunkstücke in ihrem oberen Teile als auch die unteren Enden der noch im Hut befindlichen Stielstücke sich geotropisch aufgerichtet haben. Man nimmt schließlich mehrere größere Fruchtkörper vom Substrat, beraubt sie ihrer Hüte und schneidet vom Stiel des ersten ganz oben ein 2 *mm* langes Stück ab, vom zweiten ein Stück von 4 *mm* Länge usf.; bei der horizontalen Exposition wird man finden, daß die geotropische Reaktion so lange möglich ist, als eben noch ein Stück der wachsenden Region vorhanden ist. Die Ergebnisse dieser Versuche zeigen also, daß bei den Fruchtkörperstielen im fortgeschrittenen Stadium der Entwicklung die geotropische Perzeption in der gesamten Ausdehnung der Wachstumsregion vor sich geht. Aus diesen Versuchen folgt ferner, daß die Zone der Perzeption zugleich Reaktionszone ist.

Es drängt sich nun die Frage auf, ob alle Hyphen der wachsenden Region des Stiels oder nur bestimmte Hyphen derselben geotropisch reizbar sind. Zuerst ist zu erwähnen, daß den Markhyphen keine geotropische Reizbarkeit zukommen kann, da sie als unregelmäßig hin- und hergebogene Fäden den Markraum gegen die Stielrinde zu begrenzen. Die Fähigkeit zur Perzeption der Schwerkraftrichtung kommt allen Hyphen der Stielrinde zu. Denn einerseits zeigten Versuche mit dünnen, der Peripherie der Wachstumszone entnommenen Lamellen, daß diese sich selbständig geotropisch aufkrümmen, andrerseits blieb die geotropische Krümmung des Stiels nicht aus, wenn dessen peripher gelagerte Rindenhyphen allseitig sorgfältigst entfernt wurden. Ich habe nun die Rindenhyphen genau untersucht, um spezielle Einrich-

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

tungen zur Erleichterung der Perzeption (Statolithen) nachzuweisen. Doch ist mir dieser Nachweis trotz sorgfältigster Untersuchung nicht gelungen.[1]

Welche Verschiedenheiten sich hinsichtlich der relativen Länge der Reaktionszone in den einzelnen Altersstufen zeigen, ist aus der folgenden Figur zu ersehen.[2] I ist ein junger Fruchtkörper, welcher sich in der beigefügten Versuchszeit vollständig aufkrümmte; die Länge der Krümmungszone beträgt etwa die Hälfte der Stiellänge. Beim Fruchtkörper II,

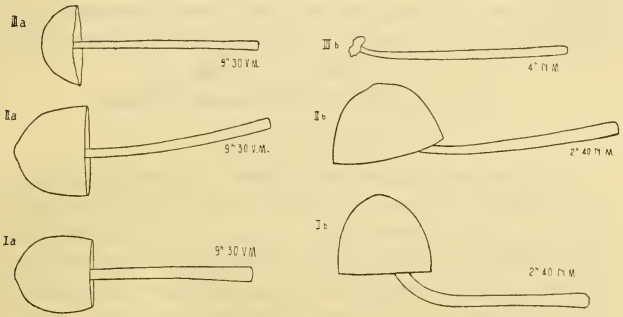

Fig. 10.

Länge der geotropischen Krümmungszone des Stiels bei verschieden alten Fruchtkörpern.

der sich beim Horizontallegen bereits im Stadium der Sporenaussaat befand, erstreckt sich die Krümmungsregion auf das

---

[1] Gegner der Statolithentheorie dürften diese Tatsache als willkommenen Beitrag zu ihren Kampfmitteln betrachten; doch sei hier erwähnt, daß dieser Fall ebensowenig gegen die Statolithentheorie ins Feld geführt werden kann, wie etwa der Mangel an Fühltüpfeln bei den *Passiflora*-Ranken gegen die Auffassung spricht, daß die *Cucurbita*-Fühltüpfel eine spezielle Einrichtung zur Erleichterung der Reizperzeption darstellen.

[2] Die Figuren wurden in der Weise hergestellt, daß bei einem photographischen Apparat, der Bilder von dreifacher Vergrößerung lieferte, statt der Mattscheibe eine mit möglichst durchscheinendem Papier überzogene Glasplatte eingesetzt und auf derselben nach genauer Einstellung die Kontur des Objektes mit Bleistift sorgfältig nachgezeichnet wurde. Die Figuren wurden bei der Reproduktion um die Hälfte verkleinert.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

obere Drittel des Stiels. Beim Exemplar III, dessen Sporen beim Beginn des Versuches fast völlig entleert waren — es zeigte sich bereits ein Schrumpfen des Hutrandes — trat im Verlauf des Versuches das Zerfließen des Hutes ein; der Stiel hat sich in seinem obersten Sechstel noch ein wenig emporgekrümmt. Man sieht aus diesen Versuchen, daß die Krümmungsregion desto kürzer ist, je weiter beim Beginn des Versuches die Entwicklung des betreffenden Fruchtkörpers vorgeschritten war. Dieses Verhalten ergibt sich daraus, daß bei der fortschreitenden Entwicklung des Fruchtkörpers die Länge der wachsenden Region fortwährend im Abnehmen begriffen ist (vgl. p. 578 dieser Arbeit).

2. Der geotropische Krümmungsvorgang.

a) Die Reaktionszeit.[1]

Die Bestimmung der Reaktionszeit der verschieden alten Fruchtkörper erfolgte mit der größtmöglichen Sorgfalt nach der gleich zu schildernden Methode unter Benützung des Horizontalmikroskops.[2] Da die Hutlast, wie später noch auseinandergesetzt werden soll, beim Horizontallegen des Fruchtkörpers in den Strünken Zug- und Druckspannungen verursacht, welche sich im Sinne der physikalischen Lastkrümmung geltend machen, mußte zunächst eine Methode ausfindig gemacht

---

[1] Unter dem Ausdruck »die Reaktion« verstehe ich hier immer die geotropische Krümmung, also unter »Reaktionszeit« jene Zeit, welche zwischen dem Horizontallegen des Versuchsobjektes und dem ersten Sichtbarwerden der Krümmungsbewegung verstreicht. Würde man hingegen den Nachweis chemischer Vorgänge usw., welche allen Wachstumsveränderungen vorausgehen müssen und welche auch von Czapek nachgewiesen worden sind, benützen, um kürzere Reaktionszeiten zu erhalten, so würde das zu Begriffsverwirrungen führen. Es wäre vielleicht von Vorteil, den das biologisch geforderte Schlußresultat unmittelbar bewirkenden Vorgang, also hier die Wachstumskrümmung, als »Endreaktion« oder »Schlußreaktion«, die zwischen Perzeption und Endreaktion gelegenen reizphysiologischen Vorgänge hingegen als »vorbereitende Reaktionen« zu bezeichnen.

[2] Die Benützung des Horizontalmikroskops zur Ermittlung der geotropischen Reaktionszeit erfolgte zuerst durch Moisescu (Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. 1905, XXIII, Heft 8).

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

werden, um die Wirkung der Hutlast auf das geringste Ausmaß herabzudrücken (siehe auch später p. 620 ff.). An ein Äquilibrieren des Hutgewichtes konnte man nicht denken, da der Stiel relativ rasch in die Länge wächst und dadurch die Lage des Schwerpunktes des Hutes sich fortwährend verschiebt. Ich half mir dadurch, daß ich die Fruchtkörper in der abgebildeten Weise (Fig. 11) auf einem Holzklötzchen (*Kl* der Figur) befestigte und dieselben knapp über der Zone des stärksten

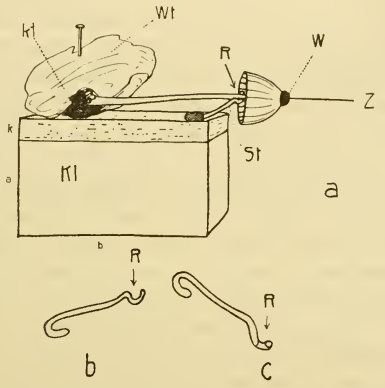

Fig. 11.

Montierung eines Fruchtkörpers zur Bestimmung der geotropischen Reaktionszeit.

Längenwachstums unterstützte. Vorher wurde auf der beim Versuch zu oberst gelegenen Fläche des Klötzchens eine passende Korkplatte *(K)* angenagelt, um das Einstechen von Stecknadeln zu ermöglichen. Auf die eben erwähnte Korkplatte wurde die Basis des horizontal gelegten Fruchtkörpers samt einem Stückchen des Substrates mit einer hinreichend großen Menge von Gläserkitt *(Kt)* befestigt. Mit einer Nadel wurde dann über der Stielbasis ein Bausch nasser Watte *(Wt)* angemacht. Zur Unterstützung der oberen Stielpartie benutzte ich eine aus einer hinreichend starken Glaskapillare angefertigte Stütze *(St)*. In Fig. 11, *b* ist diese Stütze von vorn, in *c* von oben gesehen gezeichnet. Beim Ankleben der Stielbasis mußte

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

darauf gesehen werden, daß die knapp über der Region des stärksten Längenwachstums befindliche Stielpartie in die Rinne *R* der Stütze zu liegen kam. Das andere Ende der Stütze ist mit Gläserkitt auf der Korkplatte festgeklebt worden. (Diese Art der Unterstützung wurde deshalb angewendet, weil es bei Fruchtkörpern im Stadium der Sporenaussaat nötig war, den Stiel innerhalb des Hutes zu unterstützen.) Schließlich brachte ich auf der Kuppe des Hutes mit Gläserkitt *(W)* einen aus einer zirka 1 *cm* langen, dünnen Glaskapillare bestehenden Zeiger *(Z)* an. Nachdem diese Manipulationen möglichst rasch durchgeführt worden waren, wurde jedesmal vor dem Versuch das Klötzchen mit dem darauf befindlichen Fruchtkörper derart aufgestellt, daß die Achse des oberen Stielteils möglichst vertikal zu stehen kam, und sodann über das Ganze zur Herstellung eines feuchten Raumes eine mit nassem Filterpapier ausgeschlagene Glasglocke gestellt. In dieser Stellung wurde der Fruchtkörper für längere Zeit (1 bis 2 Stunden) sich selbst überlassen, um die Nachwirkung der bei den vorhergegangenen Manipulationen unvermeidlichen geotropischen Reizungen aus den Versuchen auszuschalten. Nachdem sich der Fruchtkörper »beruhigt« hatte, legte ich das Klötzchen rasch um und befestigte es sogleich durch einen Tropfen geschmolzenen Gläserkittes auf einer schweren, horizontalen Unterlage. Auf die Spitze des Zeigers wurde nun ein Reichert'sches Horizontalmikroskop[1] genau eingestellt. Die Stellung der Zeigerspitze wurde dann in bestimmten Zeitintervallen so lange beobachtet, bis sich eine andauernde Abwärtsbewegung (in Wirklichkeit eine Hebung derselben) an der Hand des Mikrometermaßstabes nachweisen ließ. Mit dieser Methode lassen sich die Reaktionszeiten hinreichend genau bestimmen. Dazu sei noch bemerkt, daß aus den auf p. 620 ff. angeführten Gründen die in der folgenden Tabelle zusammengestellten Angaben über die Reaktionszeiten eher ein wenig zu groß als zu klein ausgefallen sein können.

[1] Objektiv 1 *a*, Mikrometerokular 2.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Reaktionszeit	Beobachtungsintervalle Min.	Hutfarbe[1]	Fruchtkörperlänge *mm*	Mittlere Stieldicke *mm*	Huthöhe, Hutbreite[1] *mm*	Anmerkung
2 Stunden	5	gelblichweiß	30	1·5	5, 4	Junger Fruchtkörper.
1 Stunde 15 Minuten	5	lichtgelb	25	1·5	8, 5	» »
35 Minuten	5	lichtgrau	45	1·5	7, 12	Ende der Sporenaussaat.
22 »	1	gelblichgrau	35	1·5	9, 7	Vor der Sporenaussaat.
19 »	1	grau	30	1·5	8, 10	Während der Sporenaussaat.
15 »	5	lichtgrau	35	1·3	6, 10	Gegen das Ende der Sporenaussaat.
10 »	5	lichtgrau	35	1·5	6·5, 9	Kurz vor Beginn der Sporenaussaat.
8 »	1	dunkelgrau	32	1	4, 9	Vorgeschrittene Sporenaussaat.
5 »	1	grau	56	1·5	6, 10	Während der Sporenaussaat.
4 »	1	lichtgrau	50	1·2	8, 8	Vorgeschrittene Sporenaussaat.
4 »	1	gelblichgrau	43	1·2	8, 6	Kurz vor Beginn der Sporenaussaat.[2]
3 »	1	dunkelgrau	40	1·5	8, 11	Während der Sporenaussaat.

Man sieht aus obiger Tabelle, daß die beiden von mir bestimmten Extreme der Reaktionszeiten 2 Stunden einerseits und 3 Minuten andrerseits betragen. Die Reaktionszeit der Fruchtkörper, welche sich im Stadium der Sporenaussaat befinden, beträgt im Maximum etwa eine halbe Stunde, im

[1] Über die Bedeutung der Hutfarbe und Hutform für die Abschätzung des (relativen) Alters der Fruchtkörper siehe meine Arbeit: Eine neue Art der Gattung *Coprinus* (Öst. Bot. Zeitschr. 1909, Nr. 4).

[2] Bei diesem Fruchtkörper wurde kurz vor dem Horizontallegen der Hut bis auf die Kuppe vollständig entfernt, was nach der dabei erhaltenen Reaktionszeit anscheinend keinen die geotropische Sensibilität herabsetzenden Wundschock hervorruft.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Mittel 10 Minuten, im Minimum 3 Minuten. Die Verschiedenheiten hinsichtlich der ermittelten Reaktionszeiten für das zuletzt erwähnte Stadium der Fruchtkörper ergeben sich einerseits aus den individuellen Verschiedenheiten und der verschieden weit vorgeschrittenen Entwicklung der Fruchtkörper, andrerseits aus den unvermeidlichen Fehlern der angewendeten Versuchsmethode. Trotzdem ließ sich mit voller Sicherheit nachweisen, daß die Reaktionszeit der jüngeren Exemplare um vieles größer ist als die Reaktionszeit der Fruchtkörper im Stadium der Sporenaussaat. Das Maximum der Reaktionszeit fällt in den Beginn der geotropischen Empfindlichkeit des Fruchtkörperstiels. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung desselben verkürzt sich die Reaktionszeit immer mehr und hat in der Zeit der Sporenaussaat ihr Minimum erreicht.

Junge, kräftig entwickelte Fruchtkörper wurden nun dazu benützt, um an einem und demselben Individuum an zwei voneinander hinreichend entfernt liegenden Zeitpunkten die Reaktionszeit zu bestimmen. Ich nahm für den folgenden Versuch einen Fruchtkörper, dessen Hut noch ziemlich licht gefärbt war, und bestimmte mit der mikroskopischen Methode die Reaktionszeit. Dann stellte ich den Fruchtkörper sofort wieder auf und ließ ihn sich wieder in die Vertikale einstellen. Nach 12 Stunden machte ich die zweite Bestimmung. Die Ergebnisse der beiden Versuchsabschnitte waren folgende:

Erste Reaktionszeitbestimmung ($10^h\,5^m$ Vm).

Beschaffenheit des Versuchsexemplars um $10^h\,5^m$ Vm.: Fruchtkörper 25 *mm* lang, Stiel 1·5 *mm* mittlere Dicke; Hut 7 *mm* breit, 8 *mm* hoch, walzig, ockergelb.

Reaktionszeit: **60** bis **65** Minuten (Beobachtungsintervall: 5 Minuten).

Zweite Reaktionszeitbestimmung ($10^h\,15^m$ nachts).

Beschaffenheit des Versuchsexemplars um $10^h\,15^m$ nachts: Fruchtkörper 33 *mm* lang, Stiel wie früher; Hut 12 *mm* breit, 8 *mm* hoch, glockig, lichtgrau, kurz vor der Sporenaussaat.

Reaktionszeit: **15** bis **20** Minuten (Beobachtungsintervall: 5 Minuten).

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Damit ist ein weiterer Beweis für die Gültigkeit des oben ausgesprochenen Satzes erbracht.

Bei der Bestimmung der Reaktionszeit ganz junger Fruchtkörper ist jedoch noch ein Umstand zu bedenken. Buller hat schon nachzuweisen gesucht, daß die Fruchtkörper von *Lentinus lepideus* Fr. in ihren ersten Entwicklungsstadien nicht geotropisch sind. Ich selbst habe die Fruchtkörper von *Coprinus lagopus* daraufhin untersucht, da sich die Exemplare von *Coprinus stiriacus* wegen ihres großen Lichtbedürfnisses nicht für die Kultur im Dunkeln eignen. Wurde eine größere Anzahl junger Exemplare der ersterwähnten *Coprinus*-Art während ihres weiteren Wachstums im Dunkeln gelassen, so wuchsen diese so lange in der ursprünglich vom Licht induzierten Wachstumsrichtung fort, bis das Stadium der apicalen Streckung entsprechend weit vorgeschritten war. Dann stellten sich die Fruchtkörperstiele mit ihren oberen Teilen ziemlich rasch in die Vertikale ein. Die jungen Fruchtkörperstiele sind demnach in ihren ersten Entwicklungsstadien ageotropisch. Dies ist wohl bei den meisten Fruchtkörpern der Agaricaceen der Fall. Wenn auch dieses Verhalten für *Coprinus stiriacus* nicht einwandfrei nachzuweisen war, so zeigt doch Fig. 8 (auf p. 601) eine diesbezügliche Übereinstimmung mit *Coprinus lagopus*. Es kann demnach wohl geschehen, daß man bei der Bestimmung der geotropischen Reaktionszeit junger Fruchtkörper einen solchen in die Hand bekommt, der beim Beginn des Versuches noch ageotropisch war und erst im Verlauf desselben in das geotropische Stadium überging. Dabei muß natürlich die Angabe für die Reaktionszeit zu groß ausfallen.

b) **Der Verlauf der geotropischen Krümmung.**

Die geotropische Krümmung beginnt an den Fruchtkörperstielen von *Coprinus stiriacus* in der Zone des stärksten Längenwachstums. Dies ergibt sich aus der Betrachtung der Fig. 12. Nach dem früher (p. 578 f.) Gesagten liegt bei den Fruchtkörpern des in der Fig. 12 dargestellten Entwicklungsstadiums die Zone des stärksten Längenwachstums des Stiels etwa im oberen Drittel des letzteren; an dieser Stelle ist denn auch in der Figur der Beginn der geotropischen Krümmung zu bemerken.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

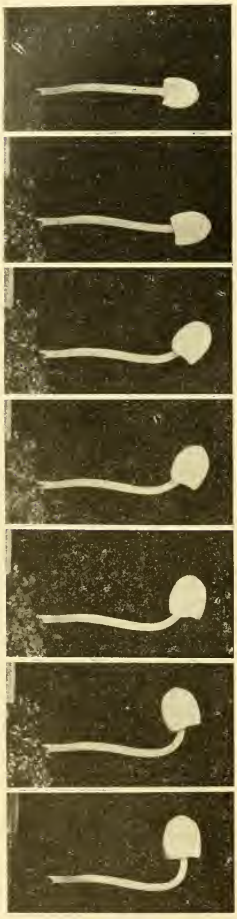

Fig. 12.
Verlauf der geotropischen Stielkrümmung an einem horizontal gelegten jungen Fruchtkörper (natürl. Größe): *a* beim Horizontallegen um 9^h Vm., *b* 11^h Vm., *c* 12^h Mitt., *d* 1^h Nm., *e* 2^h Nm., *f* 3^h Nm. (Überkrümmung), *g* 4^h Nm.

Der weitere Verlauf der geotropischen Krümmung entspricht vollständig dem für die negativ geotropischen Stengel der Phanerogamen bekannten Verhalten.[1] Auch die geotropische Überkrümmung ist aus dem abgebildeten Versuchsergebnis (Fig. 12, *f*) zu ersehen. Die am Schlusse der geotropischen Bewegung auftretenden pendelnden »Schwingungen« der Hutspitze lassen sich auch leicht in der Horizontalprojektion wiedergeben. Fig. 13 zeigt ein solches Versuchsergebnis. Auf der Kuppe des Hutes wurde vor dem Versuch mit Grüblerschem Gläserkitt ein kurzes, dünnes Glasstäbchen befestigt, um eine leicht zu beobachtende Spitze zu erhalten. Dann wurde der Fruchtkörper kaum merklich schräg gestellt und die nun folgende Bewegung der Glasspitze mit dem Zeichenapparat nachgezeichnet (Reichert, Objektiv 1*a* und Okular 2). Die Hutspitze bewegte sich von *A* aus in der Richtung des der Figur beigefügten Pfeiles. Bei *D* war die Ruhelage erreicht; die zwischen *D* und *E* sichtbaren Zickzacklinien sind die infolge

[1] Vgl. darüber Pfeffer, Pflanzenphysiologie (2. Aufl.), II, p. 652 bis 654.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

der Circumnutation zurückgelegten Wege der Hutspitze. Es zeigen jedoch nicht alle zu diesem Zweck ausgeführten Versuche ein so klares Resultat, wie das in Fig. 13 dargestellte. Wenn schon längst die Bewegung des Strunkes in das Stadium der Circumentation übergegangen ist, kann durch eine Ungleichmäßigkeit im Längenwachstum des Stiels die Hutachse wieder aus der Vertikalen gebracht werden und die Einstellungsbewegung von neuem beginnen. Es kann eine solche Wachstumsstörung auch während der letzten »Pendelschwingungen« eintreten und die Bewegung nach einer ganz anderen Richtung

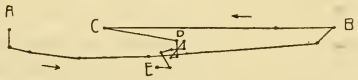

Fig. 13.

Die zur Einstellung in die Ruhelage dienende Bewegung der Hutspitze eines nur wenig schräg gestellten Fruchtkörpers im Stadium der Sporenaussaat (Horizontalprojektion). Vergrößerung zirka 25.

$A = 9^h\ 35^m$ Vm.
$B = 11^h\ 20^m$ Vm.
$C = 11^h\ 45^m$ Vm.
$D = 12^h$ M.
$E = 3^h\ 40^m$ Nm.

ablenken, so daß dadurch das Erreichen der Vertikalstellung wieder um einige Zeit hinaus geschoben wird.

Es erübrigt nun noch zu untersuchen, warum in diesem Falle die geotropische Aufkrümmung nicht beim ersten Eintreffen in die Vertikallage Halt machen kann, sondern so oft »über das Ziel hinausschießen« muß, bis endlich die Ruhelage erreicht wird. Es sind zwei verschiedene Ursachen für das Zustandekommen der geotropischen Überkrümmung anzuführen.[1] Erstens wird sich bei der geotropischen Aufkrümmung, während der obere Teil des Stiels bereits die Vertikalstellung erreicht hat, die untere Partie der gekrümmten Region noch in einer günstigen Reizlage befinden und sich ohne Rücksicht auf die obere Stielregion selbständig emporkrümmen müssen,

[1] Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie (2. Aufl.), II, p. 654.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

wenn keine gegenseitige Beeinflussung der einzelnen Querzonen stattfindet. Dabei wird natürlich die oberste Stielpartie aus der Vertikallage hinausgedreht werden; die dadurch hervorgerufene Ablenkung der oberen Stielregion aus der Vertikalen wird jedoch von dieser bald als Reiz empfunden, der eine entgegengesetzte Krümmungsbewegung im oberen Teile des Stiels veranlaßt. Auf diese Weise kommt dann eine mehr oder weniger stark ausgeprägte S-Form der Krümmungsregion zustande, deren obere Krümmung sich jedoch im Verlaufe der Reaktion wieder gerade streckt. Zur Klarlegung dieser Verhältnisse wurde bei einem kräftigen Fruchtkörper (Stadium der Sporenaussaat) vor Beginn der Horizontallegung der Hut vorsichtig entfernt und der Krümmungsverlauf genau verfolgt. In Fig. 14 sind die für den jetzigen Zweck in Betracht kommenden Krümmungsstadien dargestellt. Im Stadium II liegt die Zone der stärksten Krümmung noch annähernd im Niveau der ungekrümmten unteren Stielregion; im Stadium III dagegen ist die Zone der stärksten Krümmung durch die Aufkrümmung der unterhalb gelegenen, noch wachstumsfähigen Stielpartie so weit in die Höhe gehoben worden, daß die obere Stielregion aus der Vertikalen herausgerückt wurde. Der zweite Faktor, welcher für das Zustandekommen der Überkrümmung in Frage kommt, ist die Nachwirkung des geotropischen Reizes. Doch ist diese bei den Fruchtkörperstielen so gering, daß sie für das Zustandekommen der so stark ausgeprägten Überkrümmungserscheinungen nicht in Betracht kommt.

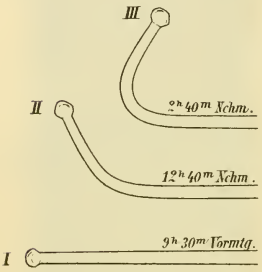

Fig. 14.
Geotropische Überkrümmung eines Fruchtkörperstiels (nach Wegnahme des Hutes).

In biologischer Hinsicht ist die Erscheinung der Überkrümmung, wie wir sie etwa aus Fig. 12, *f* ersehen konnten, für die im Stadium der Sporenaussaat befindlichen Fruchtkörper entschieden eine unzweckmäßige Verzögerung der Einstellung in die zur Aussaat günstigste Hutlage. Doch muß

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

man bedenken, daß die bei den Experimenten gewählte Horizontallage des Fruchtkörperstiels ein Ausnahmezustand ist, der in der Natur nur höchst selten vorkommen wird. Ein geotropisches Aufkrümmen aus der Horizontalen kann bei normalen Lebensbedingungen der Fruchtkörper nur in jenen Fällen vorkommen, wo die jungen Fruchtkörper infolge der Einwirkung des Lichtes in horizontaler Stellung aus dem (vertikal stehenden) Substrat hervorbrechen. Beim Auftreten der geotropischen Empfindlichkeit muß natürlich ein allmähliches Aufkrümmen des oberen Stielteils bis zur Vertikalstellung erfolgen. Aber in diesen Fällen ist der ganze Aufkrümmungsprozeß längst beendet, wenn die Sporenaussaat beginnt. Die geotropische Überkrümmung kommt aber unter normalen Verhältnissen bei reifen Fruchtkörpern, deren Hüte sich in der Aussaatstellung befinden, als verzögernder Faktor überhaupt nicht in Betracht, wenn Ungleichheiten im Längenwachstum des Fruchtkörperstiels relativ geringfügige geotropische Korrektionsbewegungen erforderlich machen. Für einen etwa zufällig von einem Tier umgerissenen Fruchtkörper im Stadium der Sporenaussaat ist jedoch eine wenn auch etwas verzögerte Aufrichtung immerhin ein ausreichender Erfolg. Betrachtet man die Erscheinung der Überkrümmung vom physiologischen Standpunkte aus, so ergibt sie sich als unvermeidliche Nebenerscheinung bei der Aufkrümmung aller geotropisch empfindlichen Organe mit langer Krümmungszone, bei welchen Perzeptionszone und Reaktionszone nicht voneinander getrennt sind und eine Reizleitung in longitudinaler Richtung nicht vorhanden ist. Das Vorhandensein einer so stark ausgeprägten geotropischen Überkrümmung lehrt somit für die Fruchtkörper von *Coprinus stiriacus*, daß jede einzelne Querzone des Fruchtkörperstiels als selbständiges geotropisches Organ reagiert und daß eine gegenseitige Beeinflussung der Krümmung benachbarter Querzonen durch Übermittlung von geotropischen Erregungszuständen nicht vorhanden sein kann.

Die Fruchtkörperstiele von *Coprinus stiriacus* brauchen in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien verschieden lang, um nach dem Horizontallegen die Vertikalstellung wieder zu erreichen. Junge Fruchtkörper brauchen länger als solche,

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

welche sich im Stadium kurz vor dem Beginn der Sporenaussaat oder im Verlaufe derselben befinden. Es zeigte sich ein vollständiger Parallelismus zwischen der zur vollständigen Aufrichtung erforderlichen Zeit und der für die verschiedenen Entwicklungsstadien der Fruchtkörper nachgewiesenen Reaktionszeit. Junge Fruchtkörper brauchten bis zum ersten Erreichen der Vertikalstellung der Hutachse bis 5 Stunden,[1] Fruchtkörper im Stadium der lebhaftesten Sporenaussaat 2 bis $2^1/_2$ Stunden, während sich bei älteren Fruchtkörpern, deren Sporenaussaat fast beendet war, eine auffallende Verzögerung der Aufrichtung bemerkbar machte, so daß in einem solchen Falle der Fruchtkörper $6^1/_2$ Stunden zu seiner Aufrichtung brauchte. Ist die Sporenaussaat eben beendet, dann krümmen sich beim Horizontallegen die Fruchtkörperstiele meist noch etwas auf, erreichen aber nicht mehr die Vertikalstellung. Diese Unterschiede in der Größe der zur Aufrichtung erforderlichen Zeit sind ohne weiteres aus der Biologie der Fruchtkörper verständlich.

c) Das Längenwachstum der Fruchtkörperstiele während der geotropischen Krümmung.

α) Die Gesamtzuwächse der beiden antagonistischen Flanken und die Wachstumsschnelligkeit der Mittellinie.

Um die Größe der bei der geotropischen Krümmung auftretenden Differenz zwischen den Wachstumsgeschwindigkeiten der Oberseite und Unterseite für die einzelnen Stadien der Aufkrümmung zu ermitteln, brachte ich zur leichteren Orientierung an dem Fruchtkörperstiel einige Tuschemarken an und zeichnete nach dem Horizontallegen die gekrümmte Stielpartie (unter Berücksichtigung der Marken) in verschiedenen Krümmungsstadien mittels eines an dem Mikroskop angebrachten Zeichenprismas bei schwacher Vergrößerung möglichst

[1] Bei der Ermittlung der für das vollständige Aufkrümmen junger Fruchtkörper erforderlichen Zeit können ähnliche Fehler unterlaufen, wie bei der Bestimmung der Reaktionszeit dieser Fruchtkörper (siehe früher p. 611).

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

sorgfältig in der Seitenansicht auf Karton. Durch das Ausschneiden der so erhaltenen Zeichnungen bekam ich Modelle der gekrümmten Stiele (in elffacher Vergrößerung), an welchen sich die antagonistischen Flanken leicht durch Anlegen von Millimeterpapier messen ließen. Für die folgende Tabelle sind die so erhaltenen Zuwachswerte entsprechend der erwähnten Vergrößerung auf das wirkliche Ausmaß umgerechnet worden.

Versuch.

Versuchsobjekt: Fruchtkörper im Stadium der Sporenaussaat.

		Fruchtkörperstiel				
		in normaler Weise nach aufwärts wachsend	horizontal gelegt, im Verlauf der geotropischen Aufkrümmung			
		in der Zeit				
		12 bis 2^h	2 bis 4^h	4 bis 6^h	6 bis 8^h	8 bis 10^h
Längenzuwächse	Obere Flanke (gemessen)	1·9 *mm*	2·4 *mm*	1·0 *mm*	0·3 *mm*	0·7 *mm*
	Untere Flanke (gemessen)	1·9 *mm*	3·2 *mm*	1·9 *mm*	0·9 *mm*	0·5 *mm*
	Mittellinie (errechnet)	1·9 *mm*	2·8 *mm*	1·4 *mm*	0·6 *mm*	0·6 *mm*

Anmerkung. Um 4^h betrug die Aufkrümmung 45°, um 6^h 80°, um 8^h abends 110° (Überkrümmung) und um 10^h 92°.

In obigem Versuche wurde zunächst für einen Zeitraum von zwei Stunden die Größe des Gesamtzuwachses am aufrecht wachsenden Fruchtkörperstiele bestimmt. Würde der

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Fruchtkörper weiter in dieser Stellung belassen worden sein, so wäre die Schnelligkeit seines Längenwachstums entweder noch einige Zeit gleich groß geblieben oder es wäre eine Verzögerung desselben in der folgenden Zeit zu bemerken gewesen, da sich der Fruchtkörper bereits im Stadium der Sporenaussaat befand.[1] Nach dem Horizontallegen zeigte aber dieser Fruchtkörperstiel[2] gleich in den folgenden zwei Stunden eine bedeutende Beschleunigung des Längenwachstums beider Flanken. Die Wachstumsschnelligkeit der Mittellinie war in dieser Zeit um die Hälfte größer als beim Wachstum des Fruchtkörperstiels in aufrechter Stellung. In den nächsten Stunden zeigte sich eine kontinuierliche Abnahme der Geschwindigkeit des Mittelwachstums. Interessant ist noch das Verhalten der oberen Flanke. Die Zuwächse betragen an dieser nach dem Horizontallegen in den aufeinander folgenden Doppelstunden 2·4, 1·0, 0·3, **0·7** *mm*. Während die geotropische Krümmung bis zur Überkrümmung fortschreitet, nimmt also die Wachstumsschnelligkeit der Oberseite allmählich ab, um dann sogleich wieder zuzunehmen, sobald die Rückkrümmung der überkrümmten Stielpartie einsetzt. Die Erklärung für das Zustandekommen dieser Geschwindigkeitsänderung soll im Abschnitt über die Krümmungsmechanik erfolgen.

Die soeben geschilderten Wachstumsverhältnisse entsprechen dem von Luxburg[3] für Sprosse von *Tradescantia* und andere Gelenksprosse nachgewiesenen Verhalten der antagonistischen Flanken, beziehungsweise des Mittelwachstums. Auch an diesen Objekten zeigte sich bei der geotropischen

---

[1] In diesem Stadium befindet sich, wie ich nachgewiesen habe, der Fruchtkörperstiel hinsichtlich seiner Wachstumsschnelligkeit bereits im absteigenden Ast der großen Periode seines Längenwachstums. Das Stadium der raschesten Stielstreckung geht der Sporenreife voraus.

[2] Vor dem Horizontallegen wurden die seitlichen Hutpartien sorgfältig entfernt, was sich ohne Einfluß auf die Wachstumsgeschwindigkeit durchführen läßt, da Wundschockwirkungen, wie ich bereits wiederholt hervorgehoben habe, sich niemals bemerkbar machen.

[3] Luxburg, Graf H, Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropistischen Bewegung, p. 431 und 434 (Pringsheims Jahrbücher f. wiss. Bot, 41. Bd., 1905).

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Krümmung eine auffallende Beschleunigung des Wachstums der Mittellinie.

β) Die Verteilung der Wachstumsgeschwindigkeit bezüglich der einzelnen Querzonen während der geotropischen Krümmung.

Um auch über die Verteilung des Längenwachstums bei der geotropischen Krümmung Aufschlüsse zu erhalten, habe ich nach der bereits bei der Untersuchung des normalen Längenwachstums angewendeten Methode Messungen der in den einzelnen Querzonen vorhandenen Zuwächse vorgenommen. Dabei habe ich gefunden, daß auf der unteren Flanke die Verteilung des Längenwachstums hinsichtlich der Wachstumsintensität der aufeinander folgenden Querzonen die gleiche ist wie beim normalen Längenwachstum: Die Zone des stärksten Längenwachstums liegt etwas über der Mitte der wachsenden Region, wobei von dieser Zone aus die Intensität des Längenwachstums gleichmäßig gegen die beiden Enden der wachsenden Region abnimmt. Anders verhält sich jedoch in dieser Hinsicht die obere Flanke. Hier konnte ich beobachten, daß im Verlauf der geotropischen Krümmung sich allmählich etwa in der Mitte der wachsenden Region eine Wachstumsverminderung geltend macht, während oberhalb und unterhalb dieser Zone die anfängliche Verteilung der Wachstumsintensität keine nennenswerte Veränderung erfährt. Zur Erläuterung des soeben Gesagten sollen die beiden folgenden Beispiele dienen.

Beispiel I.

Krümmung eben bemerkbar.

Querzonen der wachsenden Region (bezeichnet in der Richtung Hut—Stielbasis)	Zuwächse der Oberseite	Zuwächse der Unterseite	
I	0	0	% der anfänglichen Länge
II	5·5	6·7	» » » »
III	8·3	11·1	» » » »
IV	6·2	14·3	» » » »
V	5·3	13·3	» » » »
VI	7·7	10·3	» » » »
VII	3·7	6·2	» » » »

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Beispiel II.

Vertikalstellung der oberen Stielpartie eben erreicht.

Querzonen der wachsenden Region	Zuwächse der Oberseite	Zuwächse der Unterseite	
I	0	0	% der anfänglichen Länge
II	8·4	9·8	» » » »
III	34·4	43·7	» » » »
IV	17·6	44·4	» » » »
V	4·6	41·2	» » » »
VI	0·0	27·0	» » » »
VII	6·7	15·6	» » » »
VIII	9·7	2·6	» » » «
IX	0·0	2·8	» » » »

Die lokale Wachstumshemmung der oberen Flanke erklärt sich auf dieselbe Weise wie die Erscheinung, daß sich bei der geotropischen Aufkrümmung verschiedener Organe (z. B. Blattknoten der Gräser) die Epidermis der Oberseite in Querfalten legt. Im vorliegenden Falle bewirkt der bei der Aufkrümmung an der Oberseite entstehende longitudinale Druck anfangs nur eine Wachstumshemmung (Beispiel I), während er später (Beispiel II) sogar zu einer lokalen Längskompression der oberseitigen Hyphen führt, so daß es in dem zweiten Beispiel den Anschein bekommt, als ob Zone VI der Oberseite überhaupt nicht in die Länge gewachsen wäre.

d) **Der Einfluß der Hutlast auf die geotropische Krümmung der Fruchtkörperstiele.**

Bei der Beschreibung des geotropischen Krümmungsvorganges habe ich bis jetzt einen Faktor unerörtert gelassen, der besonders bei der von mir benützten Methode der Reaktionszeitbestimmung in Betracht gezogen werden muß: den Einfluß der Hutlast auf die geotropische Krümmung. Am besten zeigt sich derselbe bei älteren Fruchtkörpern. Wenn man einen langstieligen Fruchtkörper in der Zeit der Sporenaussaat an seinem unteren Ende in horizontaler Lage befestigt, so biegt sich der Fruchtkörperstiel infolge der Lastwirkung des Hutes sofort in

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

einem flachen Bogen nach abwärts. Die Folge davon ist eine Vermehrung der (der normalen Gewebespannung entsprechenden) longitudinalen Zugspannung der peripheren Hyphen der Oberseite und eine Verminderung der diesbezüglichen Spannung an der Unterseite. Nach dem Horizontallegen des Fruchtkörpers müßte das Längenwachstum des Stiels zunächst so lange unverändert weiter laufen, bis die geotropische Reaktion eintritt, wenn sich nicht die eben erwähnten Veränderungen in der Gewebespannung noch vor diesem Zeitpunkt bereits im Längenwachstum des Stiels geltend machen würden. Man kann schon mit freiem Auge, aber noch deutlicher bei mikroskopischer Betrachtung wahrnehmen, daß sich die Hutspitze anfangs infolge des durch die Hutlast ausgelösten Krümmungswachstums des Stiels fortwährend langsam senkt, was auch noch weiter andauert, wenn sich bereits der obere Teil des Fruchtkörperstiels geotropisch nach aufwärts zu krümmen beginnt. Schließlich wird aber die geotropische Krümmungsbewegung immer lebhafter, bis trotz der weiter dauernden Senkung des unteren Teiles der wachsenden Region die geotropische Bewegung die Oberhand bekommt und die Hutspitze sich zu heben beginnt. Das durch die Last des Hutes verursachte Krümmungswachstum des Stiels wird sich naturgemäß dort am meisten geltend machen, wo die Hebelwirkung der Last am größten und die geotropische Krümmungsfähigkeit des Stiels am geringsten ist. Deshalb ist die durch die Last hervorgerufene Krümmung im basalen Teile der Wachstumsregion am besten ausgeprägt. Diese Lastkrümmung ist auch in der Fig. 12 (auf p. 612) zu bemerken, wo sich im Verlauf der geotropischen Reaktion die im unteren Teile der Wachstumsregion schon anfangs vorhanden gewesene leichte Krümmung deutlich verstärkt hat.

Den Anteil der Lastwirkung an der Krümmungsform eines sich geotropisch aufrichtenden Fruchtkörperstiels kann man leicht dadurch gleichsam vergrößert zur Anschauung bringen, daß man die Hutlast durch Anbringung eines Gewichtes an der Hutspitze vermehrt. Ein solcher Versuch ist in Fig. 15 dargestellt. Fig. 15 *a* zeigt den horizontal gelegten Frucht-

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

körper, wobei die durch die Hutlast bewirkte (physikalische) Senkung des oberen Stielteils gut zu sehen ist. Nasse Watte, welche über der Stielbasis angebracht ist, sorgt für die nötige Wasserzufuhr. An der Hutspitze ist zur leichteren Orientierung

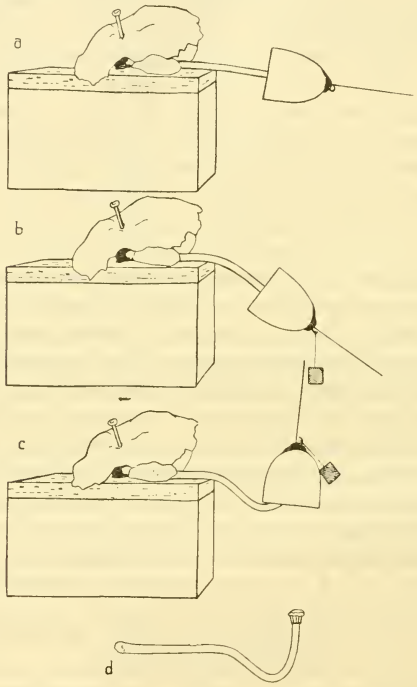

Fig. 15.
Experiment zur Veranschaulichung der Wirkung der Hutlast auf die Form der geotropischen Stielkrümmung.

(mit Gläserkitt) eine Glaskapillare befestigt worden, desgleichen die zum Einhängen des Gewichtes dienende Glasöse. Fig. 15 *b* zeigt denselben Fruchtkörper kurz nach Anhängung des Gewichtes, das etwa zwei Dritteln des Hutgewichtes entsprach. In Fig. 15 *c* sieht man den Fruchtkörper, nachdem die Vertikalstellung des oberen Stielteils fast erreicht war. Die in Fig. 15 *c*

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

sichtbare Krümmungsform blieb unverändert erhalten, als der Fruchtkörper vom Gewicht befreit und von der Unterlage herabgenommen worden war (Fig. 15*d*, nach Entfernung des Hutes). Damit ist erwiesen, daß in diesem Falle die Vermehrung der Hutlast zu einer besonderen Wachstumsveränderung Anlaß gegeben hat.

Aus dem Gesagten ergibt sich deshalb die Notwendigkeit, bei Bestimmung der Reaktionszeit mit Hilfe des Horizontalmikroskopes die Fruchtkörperstiele in ihrem oberen Teile zu unterstützen, um die durch die Hutlast bewirkte Wachstumsbewegung zu verhindern. Nach vielfachen Versuchen erwies sich zu diesem Zwecke die früher (p. 607 dieser Arbeit) beschriebene Unterstützung der Stiele über der Zone des stärksten Längenwachstums als vollkommen ausreichend. Ist die Versuchsanordnung gut getroffen, so darf nach dem Horizontallegen die Spitze des am Hute angebrachten Zeigers zunächst nur in der Horizontalen weiterwandern und auch bei der mikroskopischen Betrachtung keine einer Senkung entsprechende Aufwärtsbewegung zeigen.

e) Die Mechanik der geotropischen Krümmung.

Als Voraussetzung zu meiner im folgenden gegebenen Auffassung der geotropischen Krümmungsmechanik soll zunächst der Nachweis dreier Tatsachen gebracht werden, nämlich daß 1. jeder Hyphe der Stielrinde die Fähigkeit zur selbständigen Ausführung der geotropischen Krümmung zukommt, 2. daß im unverletzten Fruchtkörperstiel die inneren Rindenhyphen das zur Ausführung der geotropischen Krümmung nötige Bewegungsgewebe darstellen, und daß 3. eine gegenseitige mechanische Beeinflussung der Stielhyphen hinsichtlich der Intensität ihres Längenwachstums vorhanden ist.

Zerschneidet man einen Fruchtkörperstiel durch parallel zur Längsachse geführte Schnitte in einige Lamellen, so vollführt nach dem Horizontallegen jede einzelne isolierte Lamelle selbständig die geotropische Krümmung. Dabei ist es gleichgültig, ob die Schnittflächen horizontal oder vertikal zu liegen kommen, sowie ob die peripheren Rindenhyphen oben, unten oder seitwärts die Lamelle begrenzen. Auch ganz dünne Streifen,

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

welche der Peripherie des Stiels entnommen werden, krümmen sich selbständig sogar entgegen dem Sinne der Gewebespannung geotropisch nach aufwärts. Daraus ergibt sich ohne weiteres die geotropische Selbständigkeit der einzelnen Rindenhyphen. Bei diesen Operationen konnte ich bemerken, daß sich von den Schnittflächen aus keine Wundschockwirkung auf die benachbarten Hyphen geltend macht. Die Tatsache, daß jeder Stielhyphe die Fähigkeit zur geotropischen Aufkrümmung zukommt, wurde bereits 1863 von Hofmeister[1] aus Lamellenversuchen mit *Amanita*-Strünken erkannt. Es dürfte sich demnach um eine Eigenschaft handeln, welche den Rindenhyphen der Stiele aller Hutpilze zukommt.

Eine größere Anzahl von Lamellenversuchen habe ich an Stielen (Fruchtkörper im Stadium der beginnenden Sporenaussaat) in der Weise angestellt, wie es aus Fig. 16 ersichtlich ist. Spaltet man einen Fruchtkörperstiel bis zur Hälfte (oder noch weiter gegen die Stielbasis) in zwei gleich dicke Teilstücke und legt man ihn hierauf derart horizontal, daß die beiden auseinanderspreizenden Spaltstücke übereinander zu liegen kommen, so krümmen sich beide Teile, wie schon nach obigen Versuchen selbstverständlich, nach aufwärts (Fig. 16 *a*). Die Krümmung ging in dem gezeichneten Versuch so lebhaft vor sich, daß sich (besonders am oberen Teilstück) eine schön ausgeprägte Überkrümmung bemerkbar machte. Dasselbe ist natürlich auch der Fall, wenn die beiden Teilstücke verschieden dick sind (Fig. 16 *b*). Dabei zeigt sich aber die interessante Tatsache, daß nach dem Ablauf der geotropischen Krümmung die dünnere (periphere) Stielhälfte hinter der dickeren an Länge bedeutend zurückgeblieben ist. Um das Zurückbleiben der Länge eines dünnen, der Stielperipherie angehörigen Streifens besser zur Anschauung zu bringen, empfiehlt es sich, den letzteren nach dem Abspalten unter Anwendung der nötigen Vorsicht leicht an den Strunk anzudrücken, nachdem man zuvor die Schnittfläche etwas mit Wasser befeuchtet hat. Sorgt man für hinreichende Wasser-

[1] Über die durch die Schwerkraft bedingten Richtungen von Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1863, Bd. 3, p. 93.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

zufuhr zur Schnittfläche, so bleibt die dünne Lamelle während des ganzen Krümmungsvorganges am Fruchtkörperstiel haften, ohne daß jedoch eine Verwachsung der beiden Teilstücke eintritt. Legt man die so operierten Stiele dann derart auf feuchten Sand, daß die Schnittflächen horizontal orientiert sind, so ergeben sich nach Vollendung der Aufkrümmung die in

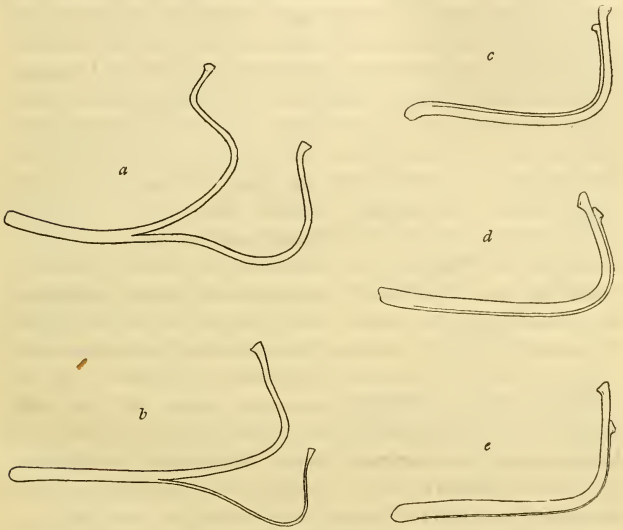

Fig. 16.

Geotropische Aufkrümmung gespaltener Fruchtkörperstiele.

Fig. 16 *c* bis *e* dargestellten Verhältnisse. Gleichgültig, ob die periphere Lamelle oben oder unten zu liegen kommt, bleibt sie stets bedeutend im Längenwachstum zurück (Fig. 16 *c*, *d*). Fig. 16 *e* zeigt den Versuch bei Abspaltung einer möglichst dünnen Lamelle: das Zurückbleiben im Längenwachstum ist hier noch auffallender. Ich habe nun analog den bei der Mechanik des normalen Längenwachstums (p. 592) geschilderten Versuchen auch hier bei einer Anzahl der in der zuletzt beschriebenen Weise operierten Strünke vor dem Horizontallegen eine das

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

obere Stielende fest umschließende Kappe aus Gläserkitt angebracht. Dann erfolgte die Aufkrümmung der beiden ungleichen, aber nunmehr mechanisch fest verbundenen Teilhälften wie am unverletzten Stiele, wenn die abgetrennte dünne Lamelle die Unterseite des sich aufkrümmenden Strunkes bildete. Ein Reißen der dünnen Lamelle habe ich hierbei niemals beobachtet. Es wurde demnach die periphere Lamelle bei ihrer Aufkrümmung durch den auf sie von seiten der übrigen Stielpartie ausgeübten Längszug so sehr im Längenwachstum gefördert, daß sie in normaler Weise dem Längenwachstum des anderen Teiles folgen konnte. Daß es sich in diesen Fällen wirklich nur um den Einfluß des Längszuges und nicht etwa um Reizübertragung auf einer regenerierten Leitungsbahn handelt, habe ich in derselben Weise wie bei den auf p. 594 geschilderten Versuchen durch Einlegen von Papier u. a. zwischen die beiden Teilstücke nachgewiesen. Kam dagegen die abgetrennte dünne Lamelle auf die Stieloberseite zu liegen, dann spannte sie sich im Verlauf der geotropischen Krümmung gleich einer straff gespannten oder auch gelockerten Bogensehne zwischen dem basalen Ende des Schnittes und der Kittkappe aus; sie mußte auf der Stieloberseite im Längenwachstum zurückbleiben, da hier kein Längszug auf sie einwirken konnte. Aus diesen Tatsachen ergibt sich, daß die inneren Rindenhyphen das Bewegungsgewebe für die geotropische Krümmung darstellen.

Die für das normale Längenwachstum der Fruchtkörperstiele nachgewiesene gegenseitige mechanische Beeinflussung der Rindenhyphen hinsichtlich ihrer Wachstumsintensität gibt also auch für dasjenige Längenwachstum, welches zur geotropischen Aufkrümmung führt. Auch hier ist das Längenwachstum der peripheren Stielhyphen zum größten Teil ein passives. Dies zeigt sich auch noch aus anderen Tatsachen als den oben geschilderten Lamellenversuchen. Ich habe schon früher gezeigt, daß die obere Stielflanke bei der geotropischen Krümmung eine lokale Längskompression aufweist (p. 620 dieser Arbeit), während sich an den peripheren Hyphen der unteren Stielflanke eine bedeutende Zug-

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

wirkung geltend macht. Diese Zugwirkung läßt sich an der unteren Flanke besonders schön dadurch nachweisen, daß man den Fruchtkörper so orientiert, daß die Hutspitze schräg nach abwärts gerichtet ist; bei der geotropischen Krümmung tritt dann meistens ein Zerreißen der Konvexseite ein, so daß der Markraum hierdurch oft an einer großen Stelle geöffnet wird (siehe Fig. 17). Dieses Zerreißen erfolgt dadurch, daß beim gesteigerten Längenwachstum der inneren Rindenhyphen die Wände der peripheren Hyphen so weit gedehnt werden, daß sie mit einem plötzlichen Ruck ihren Zusammenhang aufgeben, wobei dann die benachbarten inneren Stielhyphen mitzerrissen werden. Dieses Zerreißen der peripheren Stielhyphen bei der geotropischen Krümmung invers gestellter Fruchtkörper ist schon seit langem bekannt; schon Hofmeister hat diese Erscheinung an Strünken von *Amanita muscaria* und *phalloidea* beobachtet und in richtiger Weise auf obige Ursache zurückgeführt.[1] Das Verhalten der Stiele größerer Fruchtkörper ist insofern charakteristischer als das Verhalten der *Coprinus*-Strünke, weil in ersterem Falle das Einreißen meist auf die peripher gelegenen, weniger dehnbaren Hyphen der Stielrinde beschränkt bleibt.

Fig. 17.

Aufgerissene Partie der Stielunterseite bei der geotropischen Krümmung eines schräg nach abwärts orientierten Fruchtkörperstiels (vergrößert).

Die geotropische Krümmung geht demnach in folgender Weise vor sich: Kommt ein aufrecht wachsender Fruchtkörperstiel durch irgendwelche Umstände aus der Ruhelage heraus, so wird durch den einseitig wirkenden Schwerkraftreiz in allen Hyphen der Stielrinde zunächst ein beschleunigtes Längenwachstum ausgelöst, wobei die oberen Flanken der einzelnen Hyphen weniger stark beschleunigt werden wie die unteren. Da die Wände der Stielhyphen selbst bei starkem

[1] A. a. O., p. 93.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

Turgor noch eine hinreichende Elastizität besitzen, so wird, trotzdem sich die Hyphen in einem gegenseitigen festen Verbande befinden, eine schwache geotropische Krümmung zustande kommen. Diese schwache Krümmung bringt es mit sich, daß sofort auf der Unterseite des Fruchtkörperstiels eine Vermehrung des an der Peripherie vorhandenen longitudinalen Zuges eintritt, auf der Oberseite dagegen eine Verminderung desselben. Jede Veränderung des Längszuges hat aber, wie schon früher gezeigt wurde, eine entsprechende Veränderung der Wachstumsintensität der betreffenden Hyphen zur Folge. Es werden demnach die Hyphen der oberen Stielflanke in der anfänglichen Wachstumsbeschleunigung allmählich zurückgehalten, während an der unteren Stielflanke ein verstärktes Längenwachstum ausgelöst wird. Beim geotropischen Krümmungsvorgang dienen, wie erwähnt, die inneren Rindenhyphen als Bewegungsgewebe. Naturgemäß müssen sich auch in diesem die unvermeidlichen antagonistischen Veränderungen der Längsspannung einstellen, wobei nach dem früher Gesagten auch hier die Spannungsverschiedenheiten durch entsprechende Wachstumsvorgänge wieder ausgeglichen werden. Je weiter die Aufkrümmung fortschreitet, desto mehr nimmt die Wachstumsbeschleunigung der Mittellinie des Stiels ab, desto ausgiebiger werden die Hyphen der oberen Stielflanke im Längenwachstum gehemmt, die der unteren Stielflanke gefördert. Das geht so weit, daß auf der Oberseite, besonders bei der geotropischen Überkrümmung, sogar eine vorübergehende lokale Kompression in der Längsrichtung der Hyphen zustande kommt, während auf der Unterseite eine so starke Dehnung der peripheren Hyphen eintritt, daß bei schräg nach abwärts orientierten Fruchtkörperstielen sogar ein Zerreißen derselben zu beobachten ist. In diesem Falle können die peripheren Hyphen der Unterseite der immer stärker werdenden Membrandehnung nicht mehr durch ein verstärktes Längenwachstum folgen, so daß ein Überschreiten der Festigkeit der Membranen nicht mehr vermieden werden kann.

Mit dieser Auffassung des Krümmungsvorganges ohne die Annahme einer Reizleitung zwischen den einzelnen Hyphen des Stiels ist naturgemäß noch nicht bewiesen, daß

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

eine solche Reizleitung auch wirklich fehlt. Über das Fehlen oder Vorhandensein einer Reizleitung in radialer oder tangentialer Richtung läßt sich aus den von mir gefundenen Tatsachen für das vorliegende Objekt kein Anhaltspunkt gewinnen. Da aber die Auffassung von der gegenseitigen mechanischen Beeinflussung für diesen Fall überaus naheliegend ist und die zu einer solchen Annahme nötigen Voraussetzungen vorhanden sind, habe ich obige einfache Erklärungsweise jeder anderen vorgezogen, welche unbeweisbare Voraussetzungen zu Hilfe nehmen müßte.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Das Längenwachstum der Fruchtkörperstiele.

Wenn sich die Fruchtkörperstiele im geotropischen Stadium befinden (d. i. kurz vor oder während der Sporenaussaat), erfolgt ihr Längenwachstum intercalar, wobei die Wachstumszone auf die obere Region des Fruchtkörperstiels beschränkt ist. Sowohl die relative als auch die absolute Länge der Wachstumszone ist verschieden, je nachdem der Fruchtkörper mehr oder weniger weit in der Entwicklung vorgeschritten ist. Je mehr sich der Fruchtkörper dem Stadium der Sporenreife nähert, je weiter die Aussaat vor sich gegangen ist, desto kürzer ist die Wachstumszone. Das Längenwachstum erfolgt durch Streckung der Hyphenglieder ohne Einschaltung neuer Querwände. Die Zone des stärksten Längenwachstums liegt etwas über der Mitte der Wachstumszone des Fruchtkörperstiels. Von der Zone des stärksten Längenwachstums nimmt die Wachstumsintensität der einzelnen Querzonen rascher gegen die Stielspitze und langsamer gegen die Stielbasis zu ab.

Der Turgordruck der wachsenden Region beträgt 2·1 bis 2·8 Atmosphären. Dieser geringe osmotische Druck vermag infolge der außerordentlich großen Dehnbarkeit der Hyphenlängswände eine Membrandehnung hervorzurufen, welche in der Zone des stärksten Längenwachstums (an jungen Fruchtkörperstielen) bis zu 66% betragen kann. Je mehr sich das noch wachsende Rindengewebe dem wachstumslosen Zustande

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

nähert, desto geringer wird die elastische Dehnung (Turgordehnung) der Hyphenlängswände. Dies zeigt sich sowohl an verschieden alten Fruchtkörpern als auch an einem und demselben Fruchtkörperstiele in den Zonen verschiedener Wachstumsintensität. Auch in radiärer Richtung habe ich in der Stielrinde Unterschiede hinsichtlich der Turgordehnung nachgewiesen: die äußeren Hyphen sind weniger stark gedehnt als die inneren, was ich auf Unterschiede in der Dehnbarkeit der betreffenden Hyphen zurückgeführt habe. Am unverletzten Fruchtkörperstiele befinden sich nun diese mit verschieden dehnbaren Längswänden ausgestatteten Rindengewebepartien in verschiedenen longitudinalen Spannungszuständen: die peripheren Rindenhyphen befinden sich in Zugspannung, die inneren Rindenhyphen in Druckspannung. Spaltet man einen Fruchtkörper durch radiäre Längsschnitte in mehrere Stücke, so krümmt sich jedes derselben dementsprechend nach außen.

Zwischen den erwähnten Verschiedenheiten in der Dehnbarkeit der Hyphenlängswände und der Schnelligkeit des Längenwachstums der betreffenden Hyphen herrscht ein vollkommener Parallelismus. Die Hyphen mit stärker dehnbaren Längswänden wachsen schneller als die Hyphen mit weniger dehnbaren Längswänden. Dies gilt für die einzelnen Rindenhyphen aber nur dann in vollem Ausmaße, wenn sie ihr Längenwachstum unbeeinflußt von den Nachbarhyphen, also isoliert ausführen können. Ein isoliertes, von zwei radialen Längsschnitten begrenztes Spaltstück eines Fruchtkörperstiels wächst in Wasser von gewöhnlicher Zimmertemperatur ungestört weiter und rollt sich dabei uhrfederartig (nach außen) ein: Die inneren Rindenhyphen wachsen schneller als die äußeren. (In Wasser von 0° C. wird das Längenwachstum sistiert und die Einrollung unterbleibt, ohne daß durch diese niedere Temperatur die Zellen sonst irgendwelchen Schaden nehmen.) An unversehrten Fruchtkörperstielen werden also die inneren Rindenhyphen durch die langsamer wachsenden äußeren Rindenhyphen in ihrem Längenwachstum zurückgehalten. Durch Lamellenversuche läßt sich leicht zeigen, daß aber auch die

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

äußeren Rindenhyphen in der Schnelligkeit ihres Längenwachstums von den inneren Rindenhyphen abhängen: dünne, von der Stielperipherie sorgfältig abgetrennte Rindenlamellen wachsen für sich allein bedeutend langsamer als im Verband mit den Hyphen der inneren Stielrinde. Entsprechende Experimente haben ergeben, daß diese gegenseitige Beeinflussung der Hyphen auf rein mechanischem Wege vor sich geht, indem jeder longitudinale Zug, der auf die wachsenden Rindenhyphen ausgeübt wird, ihr Längenwachstum fördert, wogegen jeder in der Längsrichtung der Hyphen wirkende Druck (Widerstand) die Wachstumsschnelligkeit der Hyphen herabsetzt. Schließlich sei noch erwähnt, daß es mir möglich war, durch einen in der Längsrichtung der Hyphen ausgeübten Zug das Längenwachstum des Stiels eines unverletzten Fruchtkörpers auf das Doppelte zu erhöhen, ohne daß sich hierbei vorher eine transitorische Wachstumshemmung einstellte.

2. Der Geotropismus der Fruchtkörperstiele.

In den ersten Abschnitten der Entwicklung sind die Fruchtkörperstiele ageotropisch. Sie folgen in diesen Stadien bezüglich ihrer Wachstumsrichtung dem Lichteinfalle. Im weiteren Verlaufe der Fruchtkörperentwicklung macht sich allmählich der Geotropismus bemerkbar, so daß im Stadium der Sporenreife das obere Ende aller Fruchtkörperstiele und damit die Hutachse vertikal zu stehen kommt. Die Perzeption des Schwerkraftreizes erfolgt im Stiele, und zwar in der Wachstumszone desselben. In dieser Zone findet auch die geotropische Reaktion statt, ohne daß überdies eine Umwandlung von Dauergewebe in wachsendes Gewebe eintritt. Die geotropische Reaktion erstreckt sich wie die Perzeption auf die ganze Länge der Wachstumszone. Die geotropische Reaktionszeit ist in den verschiedenen Entwicklungsstadien der Fruchtkörper verschieden groß. Sie beträgt im Stadium der Sporenreife im Minimum 3 Minuten, während die Reaktionszeit jüngerer Fruchtkörper mindestens 1 bis 2 Stunden beträgt. Dabei wurde von mir festgestellt,

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

daß die Reaktionszeit desto kürzer wird, je weiter die Entwicklung des Fruchtkörpers fortschreitet.

Die geotropische Krümmung macht sich in der Zone des stärksten Längenwachstums zuerst bemerkbar. Der Verlauf der geotropischen Krümmung ist der gleiche, wie bei den negativ geotropischen Stengeln mit langer intercalarer Wachstumszone. Auch macht sich im Verlaufe der Krümmung bei den Fruchtkörperstielen von *Coprinus stiriacus* stets eine (oft sehr starke) geotropische Überkrümmung geltend, welche sich allmählich in derselben Weise wieder ausgleicht, wie es bei den Stengeln der Phanerogamen der Fall ist. Die bis zum ersten Erreichen der Vertikalstellung der oberen Stielregion erforderliche Zeit beträgt bei horizontal gelegten Fruchtkörpern im Stadium der Sporenreife 2 bis $2^1/_2$ Stunden, bei jüngeren Fruchtkörpern entsprechend mehr. Gegen Ende der Sporenaussaat macht sich (mit einer Vergrößerung der Reaktionszeit) eine Verzögerung der zur Aufkrümmung erforderlichen Wachstumsbewegung bemerkbar, sodaß in einem solchen Stadium ein horizontal gelegter Fruchtkörper $6^1/_2$ Stunden für seine Aufrichtung benötigte.

Wird ein Fruchtkörperstiel horizontal gelegt, so zeigt sich zunächst, ohne daß eine Veränderung des in den Hyphen vorhandenen osmotischen Druckes eintritt, eine auffallende Beschleunigung des Wachstums der Mittellinie. Diese Wachstumsbeschleunigung ist nur im Beginn der Aufkrümmung vorhanden. Wenn die obere Stielpartie die Vertikalstellung erreicht hat, ist die Wachstumsschnelligkeit der Mittellinie bereits geringer als die kurz vor der geotropischen Reizung vorhandene Wachstumsgeschwindigkeit. Hinsichtlich der Verteilung der Wachstumsintensitäten zeigt die Konvexseite ähnliche Verhältnisse wie beim Längenwachstum des Stiels in aufrechter Stellung. Die Konkavseite dagegen zeigt im Verlauf der Aufkrümmung in der Mitte der wachsenden Region eine Wachstumshemmung. Bei der geotropischen Überkrümmung kann an dieser Stelle sogar eine Längskompression zustande kommen, die sich aber im weiteren Krümmungsverlaufe wieder mehr oder weniger ausgleicht. Schließlich sei noch die Wirkung der Hutlast erwähnt; sie macht sich

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

beim Horizontallegen der Fruchtkörper als ein die Krümmungsform beeinflussender Faktor geltend, indem sie besonders im unteren Teile der Wachstumszone durch Hervorrufung von Zug- und Druckspannungen entsprechende Wachstumsvorgänge herbeiführt.

Da jede Rindenhyphe, vielleicht nur die »epidermalen« Hyphen ausgenommen, imstande ist, den Schwerkraftreiz zu perzipieren und die geotropische Reaktion selbständig auszuführen, läßt sich der geotropische Krümmungsvorgang leicht ohne Annahme irgendwelcher Reizleitungsvorgänge verständlich machen, wenn man die früher angeführten Tatsachen über die gegenseitige mechanische Wachstumsbeeinflussung der Hyphen berücksichtigt.

rom The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biol

INHALT.

Seite

Vorbemerkungen 575

I. Das **Längenwachstum der Fruchtkörperstiele** 577

1. Die Verteilung der Wachstumsintensitäten am Fruchtkörperstiel . . 577

2. Das Längenwachstum der Hyphenelemente der Stielrinde 579

3. Die Mechanik des Längenwachstums 582

a) Die Turgorverhältnisse der wachsenden Region des Fruchtkörperstiels 582

b) Dehnbarkeit und Festigkeit der Hyphenlängswände des Fruchtkörperstiels. Die Gewebespannung 585

c) Die Beeinflussung des Längenwachstums der einzelnen Rindenhyphen und des gesamten Fruchtkörperstiels durch longitudinalen Zug und Druck 591

α) Einfluß der Gewebespannung auf das Längenwachstum der einzelnen Hyphenpartien der Stielrinde. Lamellenversuche 591

β) Versuch, durch longitudinalen Zug das gesamte Längenwachstum eines unverletzten Fruchtkörperstiels zu beschleunigen 596

γ) Über das künstliche Hervorrufen abnormer Stielkrümmungen durch mechanische Überwindung des Autotropismus. Die Fixierung dieser Krümmungsformen durch das Wachstum 599

II. Der Geotropismus der Fruchtkörperstiele 601

1. Ort der Perzeption und Reaktion 602

2. Der geotropische Krümmungsvorgang 606

a) Die Reaktionszeit 606

b) Der Verlauf der geotropischen Krümmung 611

c) Das Längenwachstum der Fruchtkörperstiele während der geotropischen Krümmung 616

α) Die Gesamtzuwächse der beiden antagonistischen Flanken und die Wachstumsschnelligkeit der Mittellinie 616

β) Die Verteilung der Wachstumsgeschwindigkeit bezüglich der einzelnen Querzonen während der geotropischen Krümmung 619

d) Der Einfluß der Hutlast auf die geotropische Krümmung der Fruchtkörperstiele 620

e) Die Mechanik der geotropischen Krümmung 623

Zusammenfassung der Ergebnisse 629

1. Das Längenwachstum der Fruchtkörperstiele 629

2. Der Geotropismus der Fruchtkörperstiele 631